Erregende und hemmende Wirkungen visueller Bewegungsreize auf das Flugsteuersystem von Fliegen - Elektrophysiologische und verhaltensphysiologische Untersuchungen an Musca und Calliphora

Inaugural - Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
der
Mathematisch - Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Universität Düsseldorf
vorgelegt von

Manfred Spüler

aus Balve

Düsseldorf 1980

1981

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41536504_0012

Erregende und hemmende Wirkungen visueller Bewegungsreize auf das Flugsteuersystem von Fliegen - Elektrophysiologische und verhaltensphysiologische Untersuchungen an Musca und Calliphora

Inaugural - Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

der

Mathematisch - Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Universität Düsseldorf

vorgelegt von

Manfred Spüler

aus Balve

Düsseldorf 1980

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

1. Berichterstatter: Prof. Dr. G. Heide

2. Berichterstatter: Prof. Dr. G. Schneider

Tag der mündlichen Prüfung: 10. 2. 1981

Inhaltsverzeichnis

1.	Zusammenfassung	5
2.	Einleitung	7
3.	Material und Methoden	8
3.1.	Versuchstiere	8
3.2.	Präparation	8
3.3.	Messung des Drehmoments um die Hochachse und des Vortriebs	10
3.4.	Visuelle Bewegungsreize	13
3.5.	Versuchsdurchführung	19
3.6.	Auswertung	19
4.	Ergebnisse	24
4.1.	Die Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 und I1 und das Drehmoment um die Hochachse	24
4.1.1.	Reaktionen im Flug ohne visuelle Bewegungsreize	24
4.1.2.	Reaktionen auf Musterbewegungen in horizontaler Richtung	26
4.1.3.	Reaktionen in einfachen visuellen Reizsituationen	31
4.1.4.	Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor nur einem Auge	35
4.1.5.	Reaktionen auf komplexe visuelle Bewegungsreize	40
4.1.6.	Reaktionen auf Kleinfeld-Bewegungsreize	54
4.1.7.	Simultane Spikeaktivitäten der beiden Steuermuskeln III1	57
4.2.	Flügelschlagfrequenz und Vortrieb	60
4.2.1.	Reaktionen auf Musterbewegungen in horizontaler Richtung	60
4.2.2.	Reaktionen auf Musterbewegungen in verschiedene Richtungen nur vor einem Auge	63
4.2.3.	Reaktionen auf komplexe visuelle Bewegungsreize	64

5. Diskussion 66
5.1. Eine Beschreibung des Flugsteuersystems 66
5.1.1. Das Minimalsystem 67
5.1.2. Die Ipsi-Reg-Hemmung-III1 68
5.1.3. Neurale Korrelate 69
5.1.4. Das Zusatz-System 72
5.1.5. Die Funktion des Flugsteuersystems im Freiflug 79
5.2. Optomotorik und Fixation 84
5.2.1. Fixation durch getrennte Bewegungsdetektion und Positionsdetektion 85
5.2.2. Werden optomotorische Reaktionen durch ein Bewegungsdetektorsystem und ein Positionsdetektorsystem gesteuert? 89
5.2.3. Eine Alternativhypothese: Flugsteuerung durch Verrechnung mehrerer positionsabhängiger Bewegungsdetektorsignale 97

6. Abbildungen 103

7. Literaturverzeichnis 148

1. Zusammenfassung

1. Bei fixiert fliegenden Fliegen (Musca, Calliphora) wurden optomotorische Reaktionen ausgelöst, indem Streifenmuster fronto-lateral vor dem rechten und/oder linken Komplexauge bewegt wurden. Durch Drehen der Musterprojektoren wurden die Bewegungsrichtungen variiert. Die Spikeaktivität von direkten Steuermuskeln, das Drehmoment um die Hochachse, der Vortrieb und die Flügelschlagfrequenz wurden simultan registriert.

2. Die Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 und I1 und das Drehmoment um die Hochachse sind in nahezu gleicher Weise vom Bewegungsreiz abhängig.

3. Bei Reizung beider Augen durch Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen können Relativbewegungen des Tieres zur Umwelt simuliert werden, die auch im Freiflug auftreten können (einfache visuelle Reizsituationen): Wird eine Rotation um die Hochachse und zusätzlich eine Rotation um die Längsachse simuliert, so wird der Muskel III1 am stärksten erregt, wenn sich die Streifenmuster in horizontaler Richtung zur kontralateralen Seite bewegen (Abb. 9). Wird dagegen zusätzlich zur Rotation um die Hochachse eine Translation in vertikaler Richtung simuliert, so wird der Muskel III1 am stärksten erregt, wenn sich die Muster nach kontralateral-oben bewegen (Abb. 10). Wird das Muster vor beiden Augen nach hinten oder nach hinten-oben bewegt, so kann der Muskel III1 entweder der linken oder der rechten Thoraxseite erregt werden; seltener können beide Muskeln III1 auch simultan aktiv werden.

4. Bei Reizung nur eines Auges durch Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen werden die erregenden Wirkungen von Bewegungsreizen erfaßt: Der ipsilaterale Muskel III1 wird bei Streifenmusterbewegung nach vorne nur schwach erregt (Abb. 13). Der kontralaterale Muskel III1 wird bei Musterbewegungen nach hinten und besonders bei Musterbewegungen nach hinten-oben sehr stark erregt (Abb. 13,14). - Vortrieb und Flügelschlagfrequenz werden

stark erhöht, wenn das Streifenmuster nach hinten-oben bewegt wird (Abb. 19).

5. In den komplexen visuellen Reizsituationen wird vor einem Auge das Streifenmuster nur in horizontaler Richtung bewegt, während es vor dem anderen Auge in verschiedene Richtungen bewegt wird. Ein Vergleich der unter diesen Bedingungen beobachteten Spikeaktivitäten mit denjenigen bei Reizung nur eines Auges gibt Aufschluß über hemmende Wirkungen von Streifenmusterbewegungen: Streifenmusterbewegung nach hinten wirkt hemmend auf die Spikeaktivität des ipsilateralen Muskels III1, Musterbewegung nach vorne vermindert die Spikeaktivitäten sowohl des ipsilateralen als auch des kontralateralen Muskels III1 (Abb. 15, 16). - Der den Vortrieb und die Flügelschlagfrequenz erhöhende Einfluß von Musterbewegungen nach hinten vor einem Auge wird durch Musterbewegungen nach unten oder nach vorne vor dem anderen Auge aufgehoben (Abb. 19).

6.Aus einer schematischen Darstellung der experimentellen Ergebnisse (Abb. 2o) wird ein Modell der neuralen Organisation des Flugsteuersystems entwickelt, das wesentliche Charakteristika des optomotorischen Verhaltens von Fliegen deutet. Die mögliche Funktion der erregenden und hemmenden Wirkungen von visuellen Bewegungsreizen beim Fixationsverhalten wird diskutiert.

2. Einleitung

Wird eine Fliege im Lauf oder im fixierten Flug durch die Bewegung eines Streifenmusters visuell gereizt, so versucht sie durch eine Wendung dieser Bewegung zu folgen. Diese "optomotorische Reaktion" diente in vielen Untersuchungen als ein methodisches Hilfsmittel, die Eigenschaften des Systems zu erfassen, das visuelle Information aufnimmt und verarbeitet (z.B. SCHNEIDER 1956; FERMI und REICHARDT 1963; GÖTZ 1964; McCANN und MacGINITIE 1965; KIRSCHFELD und REICHARDT 1970; ECKERT 1971, 1973; KIRSCHFELD und LUTZ 1974; BUCHNER 1976; PICK und BUCHNER 1979). Aufschluß über Funktionsprinzipien bei der Bewegungsdetektion gaben die Experimente zur optomotorischen Höhensteuerung (BUCHNER et al. 1978; GÖTZ und BUCHNER 1978) und besonders die umfassenden Untersuchungen zum Fixationsverhalten, bei dem eine Fliege ein markantes Objekt der Umwelt ansteuert (Review: REICHARDT und POGGIO 1976). Lediglich bei einem Teil der verhaltensphysiologischen Untersuchungen zur Optomotorik stand die Frage im Vordergrund, wie das Steuersystem organisiert ist, das diese Verhaltensleistungen vollbringt (z.B. KALMUS 1949; MITTELSTAEDT 1951; GÖTZ 1968, 1975 b; GÖTZ und WENKING 1973; LAND und COLLETT 1974; COLLETT und LAND 1975; SRINIVASAN und BERNARD 1977; HEISENBERG und WOLF 1979; GÖTZ et al. 1979; COLLETT 1980).

Eine Reihe elektrophysiologischer Untersuchungen befaßte sich mit Teilen des neuralen Systems, welches der optomotorischen Flugsteuerung dient: 1. Bei Ableitungen aus den optischen Ganglien von Fliegen wurden Neurone gefunden, die auf Streifenmusterbewegungen reagieren (Review: HAUSEN 1977; HENGSTENBERG 1977; ECKERT und BISHOP 1978; ECKERT 1980; DeVOE 1980). Auch die Gesamtspikeaktivität in den Halskonnektiven ist abhängig von Bewegungsreizen (HENGSTENBERG 1973). 2. Registrierungen der Spikeaktivitäten von nicht-fibrillären Steuermuskeln, mit deren Hilfe die Flugmanöver ausgeführt werden, gaben Aufschluß über die Bildung der Erregungsmuster im neuromotorischen System: Flügelschlagsynchrone Afferenzen von Mechanorezeptoren werden auf die Motoneurone der Muskeln durchgeschaltet, wenn durch

visuelle Bewegungsreize Bewegungsdetektorneurone aktiv werden (HEIDE 1968, 1971 b, 1974, 1975, 1979; SPÜLER 1975; SPÜLER und HEIDE 1978; HIRTH und HEIDE 1980).

In der vorliegenden Untersuchung der optomotorischen Flugsteuerung werden die methodischen Ansätze von GÖTZ (1968) und HEIDE (1971 b, 1975) kombiniert und erweitert. Durch Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor nur einem oder vor beiden Komplexaugen werden Steuerreaktionen ausgelöst. Anhand der Registrierungen der Erregungsmuster von Steuermuskeln, des erzeugten Drehmoments um die Hochachse, des Vortriebs und der Flügelschlagfrequenz wird erfaßt, welche fördernden und hemmenden Wirkungen durch Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen ausgeübt werden. Ein Vergleich dieser Daten aus verschiedenen experimentellen Reizsituationen kann einen Einblick in die neurale Organisation des Flugsteuersystems geben. - Einige Ergebnisse dieser Untersuchung wurden in einer kurzen Zusammenfassung veröffentlicht (SPÜLER und HEIDE 1980).

3. Material und Methoden

3.1. Versuchstiere

Als Versuchstiere dienten Schmeißfliegen (Calliphora erythrocephala, MEIG.) aus der Zucht des Institutes für Zoologie I der Universität Düsseldorf und Stubenfliegen (Musca domestica, L.), die von Tieren des MPI für biologische Kybernetik, Tübingen, in Düsseldorf nachgezüchtet wurden.Es wurden Weibchen im Alter von 6 Tagen bis 3 Wochen nach dem Schlüpfen verwendet. Der größte Teil der Experimente wurde mit Calliphora durchgeführt, da bei diesen Fliegen die Flugbereitschaft durch die notwendigen Präparationsschritte weniger drastisch reduziert wurde als bei Musca.

3.2. Präparation

Für die Mehrzahl der durchgeführten Experimente war eine Gesamtflugzeit des Versuchstieres von wenigstens ca. 45 Minuten erforderlich; es waren also nur sehr ausdauernd fliegende Tiere für die Versuche geeignet. Daher mußte die Präparation der Tiere möglichst schonend erfolgen: Eine Glaskapillare, deren Enden zugeschmolzen waren, wurde mit einem Cyanoacrylatkleber (Cyanolit 101) auf das Scutum der Fliege geklebt. Bei Calliphora mußte die Klebung durch einige kleine Tropfen Klebwachs verstärkt werden (Klebwachs: siehe HEIDE 1971 b). Um zu verhindern, daß die später zu setzenden Ableitelektrodendrähtchen herausgerissen werden konnten, mußten die Beinpaare des Pro- und Metathorax entfernt werden. Dazu wurden die Beine ein- bis zweimal um ihre Längsachse gedreht. Sie brechen dann im Trochanter-Femur-Gelenk auseinander. An der Bruchstelle tritt nahezu keine Hämolymphe aus. Der Kopf des Versuchstieres wurde mit einem Tropfen Klebwachs am Thorax oder meistens direkt am Haltestab fixiert.Nach dieser Vorpräparation wurden die Tiere einem Flugtest unterzogen. Maximal 10% der Tiere flogen genügend ausdauernd und gleichmäßig, um ein Experiment aussichtsreich erscheinen zu lassen.

Bei den ausselektionierten Tieren wurden die Ableitelektroden und die indifferente Elektrode gesetzt. Als differente Elektroden dienten

bei beiden Fliegenarten 20 /um dicke Stahldrähtchen, deren Enden abisoliert und elekrolytisch auf einen Durchmesser von ca. 10 /um angespitzt waren. In die Kutikula am Ursprung der Steuermuskeln III1 der linken Thoraxseite (Kurzbezeichnung: III1 L) und der rechten Thoraxseite (III1 R) wurde mit einer feinen Stahlnadel je ein Loch gebohrt (Benennung der Muskeln nach der anatomischen Arbeit von HEIDE 1971 a). In dieses Loch wurde ein angespitztes Stahldrähtchen möglichst parallel zur Richtung der Muskelfasern eingeschoben. Die Stahldrähtchen wurden mit einem kleinen Tropfen Klebwachs unterhalb der Einstichstelle am Pleurum fixiert, in einem Bogen zwischen Kopf und Thorax nach oben geführt und am Haltestab mit Klebwachs festgeklebt.

Als indifferente Elektrode diente bei Musca eine elektrolytisch angespitzte Stahlnadel, die dorsal ca. 2 mm weit unter die Kutikula des Abdomens eingestochen wurde. An diese Stahlnadel war ein langes, flexibles Stahldrähtchen (ø 40 /um) gelötet. Bei Calliphora wurden als indifferente Elektroden zwei abisolierte Stahldrähtchen (ø 40 /um) verwendet. Sie wurden dorsal maximal 1,5 mm tief in die beiden Komplexaugen eingeschoben, nachdem mit einer Stahlnadel ein feines Loch in die Kutikula gebohrt worden war. Diese beiden Elektroden konnten wahlweise gemeinsam als indifferente Elektrode oder aber als Reizelektroden geschaltet werden, wenn Flüge durch kurzzeitige Hirnreizung ausgelöst werden sollten (Methode: HEIDE 1971 b). - Nur mit weniger als 10% der so präparierten Fliegen konnte ein vollständiges Experiment durchgeführt werden (Calliphora: 25 Tiere; Musca: 10 Tiere).

3.3. Messung des Drehmoments um die Hochachse und des Vortriebs

Das Versuchstier wurde mit seinem Haltestab in einer Meßapparatur befestigt, die es gestattet, simultan das von der Fliege erzeugte Drehmoment um die Hochachse und den Vortrieb zu messen. Die Entwicklung dieser Meßapparatur erwies sich als notwendig, um die beobachteten Erregungsmuster der Steuermuskeln bestimmten Verhaltensweisen im Flug zuordnen zu können. Das erste funktionsfähige Modell der Meßapparatur (SPÜLER und HEIDE 1978) wurde mehrfach weiterentwickelt, um die Temperaturdrift der Ausgangssignale zu verringern, die Reproduzierbar-

keit der Messungen zu verbessern und die Apparatur leichter handhabbar zu machen.

Die bisher beste Version der Drehmoment/Vortrieb-Meßapparatur, mit der der größte Teil der Experimente durchgeführt wurde, ist in Abb. 1 A dargestellt. Sie arbeitet nach dem gleichen Meßprinzip wie die erste Version (SPÜLER und HEIDE 1978): Die Glaskapillare (a), an die die Fliege geklebt ist, ist in der Bohrung eines Adapterstückes (b) aus Balsaholz befestigt. Als Meßelemente dienen Halbleiter-Kraft-Transducer (Akers AE 801; V = Vortrieb-Transducer, D = Drehmoment-Transducer, Q = Quertrieb-Transducer). Das Adapterstück ist durch die Spannung von zwei Blattfedern (g) zwischen dem Drehmoment-Transducer (D) und dem Vortrieb-Transducer (V) eingespannt. Das Adapterstück ruht mit Stahlspitzen (e) auf Rubin-Lagern (f), die mit Cyanoacrylatkleber auf die Transducerkristalle geklebt sind (siehe Abb. 1 B). Diese Spitzenlagerung hat gegenüber der anfangs angewandten Lagerung der Vorteil, daß die Transducerkristalle nicht tordiert werden, wenn das Adapterstück mit dem Versuchstier in die Apparatur eingehängt wird. - Das Adapterstück und damit das Versuchstier ist um die Achse drehbar, die durch die Spitzenlager auf dem Vortrieb- und dem Drehmoment-Transducer entsteht. Zur Bildung einer stabilen Dreipunktlagerung führt daher ein Arm (d) des Adapterstücks zu einem dritten Transducer (Q). Der Adapterarm ist direkt über eine Metallspitze (i) auf der Kristallfläche (Q) gelagert (siehe Abb. 1 C). Eine Blattfeder (h) hält das Ende des Adapterarms (d) in Position.

Wird vom fliegenden Tier Vortrieb erzeugt, so wird der Vortrieb-Transducer (V) geringfügig in die Richtung maximaler Empfindlichkeit ausgelenkt (siehe Pfeil bei V in Abb. 1 B). Wenn eine intendierte Wendung ausgeführt wird, so wird ein Drehmoment um diejenige Drehachse erzeugt, die durch die Auflagepunkte des Adapterstücks auf dem Vortrieb- und dem Quertrieb-Transducer (V und Q) festgelegt ist. Dabei wird über den Adapterarm (c) auf den Drehmoment-Transducer (D) eine Kraft ausgeübt, die den Transducerkristall geringfügig in die Richtung maximaler Empfindlichkeit auslenkt (siehe Pfeile bei D in Abb. 1 B). Auf den Quertrieb-Transducer (Q) wird über den Hebelarm (d) eine Kraft

ausgeübt, wenn das Versuchstier eine Quertriebskraft erzeugt. Er wird aber auch dann ausgelenkt, wenn die Fliege eine Drehung um ihre Hochachse durchführt, denn die von der Apparatur vorgegebene Drehachse stimmt in der Regel nicht genau mit der Hochachse des Tieres überein. Das Signal des Quertrieb-Transducers dient in der vorliegenden Untersuchung nur zu Justier- und Eichzwecken. - Bei anderer Orientierung des Versuchstieres in bezug auf die Meßapparatur (nach einer 90^{o}-Drehung des Tieres um seine Längsachse) kann von diesem Transducer der Auftrieb der Fliege gemessen werden. Mit dem Vortrieb-Transducer wird auch in dieser Meßanordnung der Vortrieb registriert, der Drehmoment-Transducer erfaßt das Drehmoment um die Querachse des Versuchstieres.

Die auf die Halbleiter-Kraft-Transducer wirkenden Kräfte führen zu minimalen Auslenkungen der Kristalle. Die daraus resultierenden Widerstandsänderungen von Meßwiderständen im Transducerkristall werden mit Brückenverstärkern (Eigenentwicklung) erfaßt. Die Verstärker-Ausgangssignale werden durch aktive Tiefpässe gefiltert (Grenzfrequenz: ca. 25 Hz, 96 dB/oct.), um die Flügelschlagfrequenz aus den Meßsignalen zu eliminieren. Die Ausgangssignale sind weit über die im Experiment relevanten Bereiche hinaus linear abhängig von den Kräften, die auf die Transducer wirken (siehe Abb. 2 Aa, B).

Für die Anwendbarkeit der Apparatur im Experiment ist das Problem des mechanischen Übersprechens von entscheidender Bedeutung: Eine Änderung des Vortriebs darf nicht zu einer Änderung der Kraft führen, die auf den Drehmoment-Transducer wirkt; Auftriebsänderungen dürfen weder vom Vortrieb- noch vom Drehmoment-Transducer registriert werden usw. . Diese Voraussetzungen lassen sich genügend genau erfüllen, wenn die Achse, die durch die Lagerpunkte des Adapterstücks auf dem Drehmoment-Transducer und auf dem Vortrieb-Transducer gebildet wird, senkrecht steht auf der folgenden Achse: Aufklebepunkt der Fliege an der Glaskapillare - Lagerpunkt auf dem Vortrieb-Transducer - Lagerpunkt auf dem Quertrieb-Transducer. Dann läßt sich durch Drehen der Transducerkristalle um ihre Längsachse erreichen, daß das mechanische Übersprechen vernachlässigbar gering wird. Dies wird in der Abb. 3 für das Quertrieb-

Signal (b), das Drehmoment-Signal (c) und das Vortrieb-Signal (d) für die Fälle demonstriert, daß die maximale Eichkraft von 117×10^{-5} N als Quertriebskraft (A), als Vortriebskraft (B) oder als Auftriebskraft (C) auf das freie Ende der Glaskapillare wirkt (siehe Schemazeichnungen der Meßapparatur in Abb. 3 a). Ein bei der Eichung gut meßbares mechanisches Übersprechen wird nur beim Vortrieb-Signal beobachtet, wenn Drehmomente um die Hochachse auf die Apparatur ausgeübt werden (siehe Abb. 2 Ab). Die größten im Experiment gemessenen Drehmomente können jedoch maximal 5% der Vortriebsänderungen vortäuschen, die in der Regel beobachtet werden. Simultane Registrierungen des Vortriebs und des Drehmoments fliegender Versuchstiere zeigen deutlich, daß die beiden Flugparameter hinreichend gut unabhängig voneinander gemessen werden (vgl. z.B. Abb. 8 C und D).

3.4. Visuelle Bewegungsreize

Zur optischen Reizung des Versuchstieres dienten zwei Streifenmusterprojektoren, wie sie von GÖTZ (1968) benutzt wurden: Durch einen Gleichstrommotor wird eine Trommel gedreht, in deren Wandung senkrechte Schlitze gefräst sind. Die Schlitze und die stehenbleibenden Stege haben gleiche Breite. Das aus Schlitzen und Stegen gebildete Muster wird mit einer im Inneren der Trommel montierten Halogenlampe (55 W, DC) auf einen durchscheinenden Schirm projiziert. Sowohl die Bewegung der Trommel und damit die Streifenmusterbewegung als auch die Streifenbreite,die Richtung und die Geschwindigkeit der Musterbewegung werden optoelektronisch registriert (Methode: HEIDE 1971 b, SPÜLER 1975).

Die beiden Streifenmusterprojektoren sind hinter kreisrunden Wandausschnitten außerhalb eines Faradayschen Käfigs aufgestellt. Der Abschirmkäfig ist innen mit schwarzem Samt ausgeschlagen. Die Projektorschirmflächen bilden miteinander einen rechten Winkel (siehe Abb. 4 A). Das Versuchstier ist von den Zentren Z beider Schirme 15 cm weit entfernt; die Schirmflächen werden dann unter einem Sehwinkel $\beta = 65^{o}$ im fronto-lateralen Gesichtsfeldbereich gesehen. Die Streifenmuster reichen nicht in den binokularen Sehbereich der Fliege, der in der Nähe des Augenäquators bei beiden Fliegenarten nur ca. $\pm 5^{o}$

breit ist (Beersma et al. 1977). Die Musterwellenlänge λ beträgt ca. 18^{o}, die Mustergeschwindigkeit $\omega = 68^{o}/s$, die Kontrastfrequenz ω / λ also ca. 3,8 Hz. Am Ort der hellen Streifen wurde direkt auf dem Projektorschirm eine Helligkeit a = 150 lx gemessen, am Ort der dunklen Streifen b = 15 lx (Messung mit dem Optometer 40X der Fa. United Detector Technology). Der Kontrast

$$m = \frac{a - b}{a + b}$$ (nach FERMI und REICHARDT 1963)

beträgt demnach 82 % .

Einigen Versuchstieren wurden Streifenmusterbewegungen nur in Teilbereichen der in Abb. 4 A dargestellten Projektorschirmfläche geboten (Kleinfeld-Bewegungsreiz). Dazu wird ein Teil des Projektorschirmes durch eine mit schwarzem Samt beklebte Blende abgedeckt. Durch den exzentrisch angeordneten, kreisrunden Ausschnitt in dieser Schirmfeldblende wird vom Versuchstier ca. 1/3 der gesamten Projektorschirmfläche unter einem Winkel von $\beta = 39^{o}$ gesehen. Durch Drehen der Blende vor dem Projektorschirm kann der Blendenausschnitt im vorderen, im oberen, im hinteren oder im unteren Bereich der Schirmfläche positioniert werden. Die Kleinfeld-Bewegungsreize werden abwechselnd im vorderen und hinteren (oder oberen und unteren) Schirmbereich geboten.

Die beiden Projektoren können so gekippt werden, daß die Streifenmuster um ihre Zentren Z gedreht werden (siehe Abb. 4 A). Die Streifenmuster werden dann in verschiedene Richtungen bewegt, dabei sind die Streifen immer senkrecht zur Bewegungsrichtung orientiert. Die Pfeile auf den Projektorschirmen in Abb. 4 B geben die verschiedenen Bewegungsrichtungen des linken und des rechten Streifenmusters wieder. Die " Laufrichtungswinkel " des linken Streifenmusters ($\sphericalangle L$) und des rechten Streifenmusters ($\sphericalangle R$) sind folgendermaßen definiert (siehe Abb. 4 B):

Streifenmusterbewegung nach oben : $\sphericalangle R$ bzw. $\sphericalangle L = 0^{o}$
Streifenmusterbewegung nach vorne : $\sphericalangle R$ bzw. $\sphericalangle L = 90^{o}$
Streifenmusterbewegung nach unten : $\sphericalangle R$ bzw. $\sphericalangle L = 180^{o}$
Streifenmusterbewegung nach hinten: $\sphericalangle R$ bzw. $\sphericalangle L = 270^{o}$

Eine Musterbewegung nach vorne (∢R bzw. ∢L = 90^{o}) wird im folgenden auch als regressive Streifenmusterbewegung bezeichnet, eine Bewegung nach hinten (∢R bzw. ∢L = 270^{o}) als progressive Streifenmusterbewegung.

Die Streifenmusterbewegungen werden durch eine elektronische Schaltung gesteuert, die es gestattet, in einem Reizprogramm mit maximal 10 Teilreizperioden die beiden Komplexaugen gleichzeitig oder unabhängig voneinander zu reizen (Weiterentwicklung der Steuerschaltung aus SPÜLER 1975 durch Ing. grad. W. MÜLLER). Nahezu jedem Versuchstier wurde zu Beginn des Experiments zunächst ein Standardreizprogramm geboten, in dem die Streifenmuster vor einem und vor beiden Augen nur in horizontaler Richtung bewegt werden:
Musterbewegung nach rechts vor beiden Auge - Laufpause -
Musterbewegung nach links vor beiden Auge - Laufpause -
progressive Musterbewegung (nach rechts) nur vor dem rechten Auge - Laufpause -
regressive Musterbewegung (nach links) nur vor dem rechten Auge - Laufpause -
regressive Musterbewegung (nach rechts) nur vor dem linken Auge - Laufpause -
progressive Musterbewegung (nach links) nur vor dem linken Auge - Laufpause -
progressive Musterbewegung vor beiden Augen - Laufpause -
regressive Musterbewegung vor beiden Augen - Laufpause -
Sowohl die Streifenmusterbewegungen als auch die Laufpausen dauern jeweils 2 Sekunden. Bei einigen Versuchstieren wurden die einzelnen Teilreizperioden auch in geänderter Reihenfolge geboten, um zu prüfen, ob die Reaktionen auf eine Streifenmusterbewegung von den vorhergehenden Bewegungsreizen abhängig ist. Die Meßergebnisse werden durch die Reihenfolge der verschiedenen Bewegungsreize nur unwesentlich beeinflußt.

Ausgehend vom Standardreizprogramm kann durch Drehen beider Streifenmusterprojektoren oder nur eines Projektors eine Reihe unterschiedlicher visueller Reizsituationen erzeugt werden:

1. Einfache visuelle Reizsituationen

Von einer einfachen visuellen Reizsituation wird im folgenden dann gesprochen, wenn durch Drehen beider Musterprojektoren solche Kombinationen von Laufrichtungswinkeln ∢R und ∢L erzeugt werden, die visuelle Bewegungsreize simulieren, die auch im Freiflug auftreten können. Eine Verrechnung der Bewegungsinformationen, die dem rechten und dem linken Auge geboten werden, kann hier ein einheitliches Bild über eine scheinbare Bewegung des Versuchstieres relativ zur Umwelt ergeben. Die Experimente mit diesen Reizsituationen dienen dazu, das Steuerverhalten unter angenähert natürlichen Bedingungen zu erfassen.

Wird zwischen einzelnen Durchläufen des Reizprogramms der eine Musterprojektor im Uhrzeigersinn gedreht, während der andere Projektor gegen den Uhrzeigersinn gedreht wird, so entstehen die einfachen visuellen Reizsituationen I und III (Abb. 5 I, III; siehe ausgefüllte Pfeile in der Schemazeichnung der Projektorschirme). Diese Reizsituationen wurden schon von GÖTZ (1968) zur Untersuchung der Flugsteuerung von Drosophila angewandt.

Reizsituation I

Ausgehend von Musterbewegungen nach rechts bzw. nach links vor beiden Augen (siehe 1. bzw. 2. Teilreizperiode im Standardreizprogramm und →→ bzw. ←← in Abb. 5 I) werden durch Drehen der Projektoren eine Rotation um die Hochachse und zusätzlich eine Rotation um die Längsachse des Versuchstieres simuliert. Stärke und Richtung dieser Komponenten der wahrgenommenen Bewegung ändern sich in Abhängigkeit von der eingestellten Kombination von Laufrichtungswinkel des rechten und des linken Streifenmusters. Die Abb. 5 I gibt den Drehsinn und die relative Geschwindigkeit der Rotationsbewegung um die Hochachse (durchgezogene Kurve) und der Rotationsbewegung um die Längsachse (gepunktete Kurve) in Abhängigkeit von ∢R und ∢L wieder.

Reizsituation III

Ausgehend von Musterbewegungen nach hinten bzw. nach vorne vor beiden Augen (siehe 7. bzw. 8. Teilreizperiode im Standardreizprogramm und ←→ bzw. →← in Abb. 5 III) werden durch Drehen der Projektoren eine Translationsbewegung in vertikaler Richtung und eine Translationsbewegung in horizontaler Richtung simuliert. Stärke und Richtung dieser

wahrgenommenen Relativbewegung der Umwelt ändern sich in Abhängigkeit von der Kombination der eingestellten Laufrichtungswinkel. Die Abb. 5 III gibt die Richtung und die relative Geschwindigkeit der Translationsbewegung in vertikaler Richtung (gestrichelte Kurve) und der Translationsbewegung in horizontaler Richtung (x-Kurve) in Abhängigkeit von ∢R und ∢L wieder.

Werden zwischen einzelnen Durchläufen des Reizprogramms beide Streifenmusterprojektoren gleichsinnig gedreht, so werden die Reizsituationen II und IV erzeugt (Abb. 5 II, IV; siehe ausgefüllte Pfeile in der Schemazeichnung der Projektorschirme).

Reizsituation II

Ausgehend von Musterbewegungen nach rechts bzw. nach links vor beiden Augen (siehe 1. bzw. 2. Teilreizperiode im Standardreizprogramm und →→ bzw.←← in Abb. 5 II) wird durch Drehen der Projektoren ebenso wie in der Reizsituation I eine Rotation um die Hochachse simuliert (vgl. Abb. 5 I und II, durchgezogene Kurven). In der Reizsituation II wird zusätzlich eine Translationsbewegung in vertikaler Richtung simuliert (siehe Abb. 5 II, gestrichelte Kurve; vgl. auch Abb. 5 III). Die Reizsituation II kann auch dadurch realisiert werden, daß das Streifenmuster eines einzelnen, frontal vor dem Versuchstier aufgestellten Musterprojektors in verschiedene Richtungen bewegt wird (HEIDE und GÖTZ, in Vorbereitung; HIRTH, in Vorbereitung).

Reizsituation IV

Ausgehend von Musterbewegungen nach hinten bzw. nach vorne vor beiden Augen (siehe 7. bzw. 8. Teilreizperiode im Standardreizprogramm und ←→ bzw.→← in Abb. 5 IV) wird durch Drehen der Projektoren ebenso wie in Reizsituation III eine Translationsbewegung in horizontaler Richtung simuliert (vgl. Abb. 5 III und IV, x-Kurven). Zusätzlich wird eine Rotation um die Längsachse simuliert (siehe Abb. 5 IV, gepunktete Kurve; vgl. auch Abb. 5 I).

2. Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor nur einem Auge

Werden beide Musterprojektoren zwischen einzelnen Durchläufen des Reizprogramms (im Uhrzeigersinn oder gegen den Uhrzeigersinn)

gedreht, so wird in der 3. und 4. Teilreizperiode nur das rechte Auge, in der 5. und 6. Teilreizperiode nur das linke Auge durch Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen gereizt. Die Reaktionen auf diese Bewegungsreize vor nur einem Auge geben Aufschluß über die erregenden Wirkungen, die durch Streifenmusterbewegungen auf das neuromotorische Flugsteuersystem ausgeübt werden.

3. Komplexe visuelle Reizsituationen

Zur Erzeugung der komplexen visuellen Reizsituationen wird nur einer der Streifenmusterprojektoren zwischen einzelnen Durchläufen des Reizprogramms gedreht. Das Streifenmuster vor dem anderen Komplexauge wird nur in horizontaler Richtung progressiv oder regressiv bewegt. In diesen Reizsituationen werden dem Versuchstier vor dem rechten und dem linken Auge Bewegungsinformationen geboten, die nicht in allen Fällen zu einem einheitlichen, widerspruchsfreien " Gesamteindruck " über die Bewegung des Tieres relativ zur Umwelt verechnet werden können: Zum Beispiel kommt im Freiflug eine scheinbare Bewegung der Umwelt nach hinten vor dem rechten Auge nur dann zustande, wenn das Tier geradeaus nach vorne fliegt oder wenn es sich nach links wendet. Eine scheinbare Bewegung z.B. senkrecht nach oben vor dem linken Auge tritt im Freiflug dann auf, wenn das Tier Höhe verliert oder eine Rollbewegung gegen den Uhrzeigersinn ausführt. Eine reale Flugsituation, in der gleichzeitig die beschriebenen Bewegungen vor dem rechten und dem linken Auge wahrgenommen werden, ist nicht denkbar. Die Experimente in den komplexen visuellen Reizsituationen dienen nicht dazu, natürliche Verhaltensweisen der Fliegen zu beobachten. Vielmehr gibt ein Vergleich der Reaktionen, die unter diesen Reizbedingungen registriert werden, mit den Reaktionen bei Reizung nur eines Auges Aufschluß über hemmende Wirkungen, die durch Streifenmusterbewegungen auf das neuromotorische Flugsteuersystem ausgeübt werden. Diese Experimente dienen also der Analyse des neuralen Systems, das die unter anderen, natürlichen Bedingungen beobachteten Verhaltensweisen steuert.

3.5. Versuchsdurchführung

Da die Versuchstiere in die mechanisch sehr empfindliche Vortrieb/-Drehmoment-Apparatur eingehängt waren, konnten Flüge nicht durch mechanische Reizung ausgelöst werden. Als sehr wirksame Methode erwies sich ein Anblasen mit Zigarettenrauch. In seltenen Fällen wurden Schmeißfliegen über die Kopfelektroden kurzzeitig (maximal 2 Sekunden) elektrisch gereizt (Methode: HEIDE 1971 b). Die abgeleiteten Muskelaktionspotentiale und die Ausgangssignale der Vortriebs/Drehmoment-Apparatur wurden verstärkt und auf Oszilloskopschirmen kontrolliert (Tektronix 5103 N). Von den Vertikalverstärkerausgängen wurden die Signale auf ein Magnetbandgerät (Philips Analog 714) gegeben. Sie wurden zusammen mit den Signalen von einer Lichtschranke über einem der schwingenden Flügel (Methode: HEIDE 1971 b, 1975) sowie den Signalen, die die Bewegung der Streifenmuster anzeigen, aufgezeichnet (Bandbreite: DC bis 2,5 kHz).

In Experimenten, in denen das Versuchstier durch Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen gereizt wurde, wurden die verschiedenen Kombinationen von Laufrichtungswinkeln systematisch in auf- und absteigender Reihe variiert. In den Experimenten, in denen dem Versuchstier Kleinfeld-Bewegungsreize geboten wurden, wurde die Schirmfeldblende bei jeder eingestellten Kombination von Laufrichtungswinkeln zwischen unmittelbar aufeinanderfolgenden Durchläufen des Reizprogramms um 180° gedreht. Die Reihenfolge der Bewegungsreize im oberen und unteren (vorderen und hinteren) Projektorschirmbereich wurde variiert.

3.6. Auswertung

Die experimentellen Daten wurden folgendermaßen ausgewertet:

1. Photographische Aufnahme von Oszillogrammen

Die auf Magnetband gespeicherten Signalfolgen werden auf einem Mehrkanal-Oszilloskop (Tektronix 5103 N mit Einschüben 5 A 14 N, 5 A 18 N) wiedergegeben und bei ausgeschalteter Horizontalablenkung

mit einer Laufbild-Registrierkamera (Recordine, Fa. Tönnies) photographiert.

2. Antworthistogramme

Die in dieser Untersuchung erstellten Antworthistogramme geben die über mehrere Durchläufe des gleichen Reizprogramms gemittelten Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen vor beiden Augen und nur vor dem rechten oder dem linken Auge wieder. Sie werden wie PSTs (post stimulus time histogram) hergestellt, wobei als Bezugspunkt der Beginn des Reizprogramms gewählt ist.

Die Auswertung der Bandaufzeichnungen des Drehmoment- und des Vortrieb-Signals erfolgt durch Mittelung mit einem Ortec Averager-System (Ortec Memory Control, Modell 4620 A, plus Ortec Averager, Modell 4623). Die aufgezeichneten Folgen von Muskelaktionspotentialen und die Signale der Lichtschranke über dem schwingenden Flügel werden zur Auswertung zunächst durch die Schwellendetektoren von Oszilloskopen (Tektronix 5103 N) zu einer Folge von Einheitsimpulsen umgeformt. Dabei wird der Triggerpunkt optisch auf dem Schirm kontrolliert. In einigen Muskelableitungen sind neben den Aktionspotentialen aus einem Steuermuskel III1 auch Aktionspotentiale aus dem Steuermuskel I1 der gleichen Thoraxseite registriert. In solchen Fällen kann in der Regel durch geeignete Hoch- und Tiefpaßfilterung mit einem mehrpoligen aktiven Filter (Krohn-Hite, Modell 3750, 6 - 24 dB/oct.) erreicht werden, daß sich die Amplituden der beiden Spikesorten genügend unterscheiden, um eine getrennte Auswertung zu ermöglichen. Die erzeugten Folgen von Einheitsimpulsen werden mit einem Ortec Histogramm-Analyser als PSTs ausgewertet (Ortec Memory Control, Modell 4620 A, plus Ortec Time Histogram Input, Modell 4621).

Um zu ermitteln, in welchem Maße die Steuermuskeln III1 beider Thoraxseiten simultan aktiv sind, wird folgendermaßen verfahren: Mit den Einheitsimpulsen, in die die Aktionspotentiale des höherfrequent aktiven Muskels III1 umgeformt sind, wird ein nachtriggerbares Monoflop gesteuert, dessen Impulsdauer auf 25 ms eingestellt ist. Das Ausgangssignal des Monoflops dient als Gate-Signal für

eine elektronische Torschaltung, auf die auch die zu Einheitsimpulsen umgeformten Aktionspotentiale des anderen Muskels III1 gegeben werden. Diese Impulse passieren nur dann die Torschaltung, wenn sie maximal 25 ms nach dem jeweils letzten der Impulse auftreten, die das Monoflop antriggern. Aktionspotentiale des rechten und des linken Steuermuskels werden also als "simultan" definiert, wenn zwischen den Zeitpunkten ihres Auftretens nicht mehr als maximal 25 ms - d.h. die Zeit von ca. 4 Flügelschlagperioden - vergeht. Auch die Ausgangsimpulsfolge der Torschaltung wird mit dem Ortec Histogramm-Analyser ausgewertet.

3. Abhängigkeit der Reaktionen von der Bewegungsrichtung

Zur Darstellung, in welcher Weise die Reaktionen von der Richtung der Streifenmusterbewegung abhängig sind, werden die gemittelten Spikeraten, die Flügelschlagfrequenz sowie das erzeugte Drehmoment und der Vortrieb gegen die Laufrichtungswinkel bzw. gegen die Kombinationen von Laufrichtungswinkeln aufgetragen. Dazu werden die Folgen von Einheitsimpulsen (siehe Punkt 2) in der Zeit der 2 Sekunden dauernden Streifenmusterbewegung durch eine elektronische Auswertschaltung (SPÜLER 1975) auf einen Zähler durchgeschaltet (Philips Univeral Counter, Modell PM 6604). Die Zählergebnisse werden ausgedruckt (Drucker Modell TL 21 der Fa. Sedelec). - Bei einigen Versuchstieren dauern die Reaktionen auf einen Bewegungsreiz während der nachfolgenden Laufpause an und beeinflussen so den Beginn der Reaktion auf den im Reizprogramm folgenden Bewegungsreiz. Bei solchen Experimenten wird die jeweils erste halbe Sekunde nach Beginn eines Bewegungsreizes nicht ausgewertet, sondern nur die folgenden 1,5 Sekunden.

Die aufgezeichneten Signale der Drehmoment/Vortrieb-Meßapparatur werden über einen Spannungs-Frequenz-Wandler umgeformt. Die Frequenz des Ausgangssignals ist proportional der Größe des Drehmoment- bzw. des Vortrieb-Signals. Die Ausgangsimpulsfolge des Spannungs-Frequenz-Wandlers wird ebenso weiterverarbeitet wie die Einheitsimpulsfolgen.

Da sich das Drehmoment-Signal und das Vortrieb-Signal im Verlauf des Experiments mit Änderungen der Umgebungstemperatur ändern, ist der Nullpunkt für die Messungen nicht direkt angebbar. Daher müssen alle Meßergebnisse zur Korrektur der Temperaturdrift auf berechnete Referenznullpunkte bezogen werden. Als Bezugswert für die Drehmoment-Messungen diente in jedem einzelnen Durchlauf eines Reizprogramms in der Regel der Mittelwert der Meßwerte aus den ersten sechs Teilreizperioden, in denen dem linken und dem rechten Auge gleiche Bewegungsreize geboten werden. Bei Tieren mit sehr geringer spontaner Wendeaktivität stimmte dieser berechnete Bezugswert gut mit den Drehmoment-Meßwerten überein, die in Flugphasen ohne visuelle Bewegungsreize registriert wurden. - Als Bezugswert für die Auswertungen der Vortrieb-Messungen wurde der Mittelwert der drei niedrigsten Vortrieb-Meßwerte innerhalb jedes Durchlaufs des Reizprogramms verwendet.

Die Reaktionen auf identische Bewegungsreize können im Verlauf eines Experiments schwächer werden (vgl. GÖTZ 1975 a) ; es können Spontanreaktionen auftreten oder Reaktionen ganz ausfallen (HEIDE 1975). Daher sind statistische Verfahren, die eine Normalverteilung der Meßwerte voraussetzen - wie z.B. die Berechnung der Standardabweichung - nicht anwendbar. Aus diesem Grund werden in den Grafiken, in denen die Abhängigkeit der Spikeraten, der Flügelschlagfrequenz und der korrigierten Drehmoment- und Vortriebwerte von den Laufrichtungswinkeln wiedergegeben werden, nur die Mittelwerte der Einzelmessungen angegeben. Die abgebildeten Ergebnisse von Einzeltieren sind jedoch typisch für die Ergebnisse von allen unter den jeweiligen experimentellen Bedingungen untersuchten Versuchtieren. In den Fällen, in denen die getroffene Aussage nur bei einem Teil der Versuchstiere bestätigt werden konnte, wird dies im Text ausdrücklich angemerkt.

4. Reaktionen auf Kleinfeld-Bewegungsreize

Die Experimente, in denen dem Versuchstier Kleinfeld- Bewegungsreize nur im oberen und unteren (vorderen und hinteren) Teilbereich eines Projektorschirmes geboten werden, werden ebenso ausgewertet wie unter Punkt 3 beschrieben. Es wird danach geprüft, ob die Spike-

aktivitäten auf Streifenmusterbewegungen im oberen (vorderen) Schirmbereich sich von den Antworten auf Musterbewegung im unteren (hinteren) Schirmbereich unterscheiden. Da bei jeder eingestellten Kombination von Laufrichtungswinkeln in zwei unmittelbar aufeinanderfolgenden Durchläufen des Reizprogramms in variabler Reihenfolge Musterbewegungen einmal im oberen (vorderen) und einmal im unteren (hinteren) Schirmbereich geboten wird, kann der nicht-parametrische Rangsummentest für gepaarte Stichproben nach WILCOXON durchgeführt werden (LIENERT 1973). Als Signifikanzgrenze für den zweiseitigen Test wurde das 5% - Niveau vorgegeben.

4. Ergebnisse

4.1. Die Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 und I1 und das Drehmoment um die Hochachse

4.1.1. Reaktionen im Flug ohne visuelle Bewegungsreize

Die direkten Flugsteuermuskeln III1 von Calliphora und Musca sind in der Regel nicht aktiv, wenn das Versuchstier nicht durch Streifenmusterbewegungen gereizt wird (HEIDE 1971 b; 1975). Bei Calliphora wurden jedoch gelegentlich auftretende Spikesalven von 0,15 bis 1,4 Sekunden Dauer beobachtet (HEIDE 1975). Diese spontanen Spikeaktivitäten waren mit den gleichen asymmetrischen Änderungen der Schlagamplituden der schwingenden Flügel korreliert, die bei optisch induzierten Wendungen beobachtet werden. Daher wurden diese Spikeaktivitäten als spontane Wendemanöver gedeutet. Bei Musca wurden auch nahezu kontinuierliche Spikeaktivitäten der Muskeln III1 über mehrere Sekunden - in einem Ausnahmefall über 100 Sekunden - beobachtet (SPÜLER 1975, SPÜLER und HEIDE 1978).

Zu der Frage, wie sich Versuchstiere verhalten, wenn sie im Flug nicht durch bewegte Streifenmuster gereizt werden, wurden in der vorliegenden Untersuchung keine systematischen Experimente durchgeführt. Nur einige längere Registrierungen vor Beginn der Bewegungsreize bestätigen und ergänzen die oben zitierten Befunde. Bei den meisten Versuchstieren waren die Muskeln III1 und I1 nur unmittelbar nach der Auslösung des Fluges stark spontan aktiv. Bei einigen Versuchstieren, die sehr ausdauernd flogen und auch gut auf Streifenmusterbewegungen reagierten, wurde während des gesamten Experiments eine hohe spontane Spikeaktivität der Muskeln III1 und I1 beobachtet. Ein Vergleich der spontanen Spikeaktivitäten von Schmeißfliegen und Stubenfliegen zeigt, daß die Dauer einzelner Spontanreaktionen bei beiden Fliegenarten von Bruchteilen einer Sekunde bis zu mehreren Sekunden reichen kann (Abb. 6 A, B). Bei solchen länger andauernden Spontanaktivitäten sind die Steuermuskeln häufig mit kurzen aufeinanderfolgenden Spikesalven aktiv (Abb. 6 B, III1 R).

Nach den Untersuchungen von HEIDE (1975) ändern sich bei Spontanreaktionen die Spikeraten der synergistischen Steuermuskeln b2 und III1 einer Thoraxseite und I1 und hg 3 der anderen Thoraxseite gleichsinnig. Allerdings können die Steuermuskeln I1 eine deutlich höhere Spikerate aufweisen als die Muskeln III1 (Abb. 6 B). Dabei kann der Muskel I1 einer Thoraxseite schon aktiv sein, wenn der Muskel III1 der Gegenseite noch nicht zu spiken begonnen hat, oder der Muskel I1 ist noch aktiv, wenn die Aktivität des Muskels III1 schon beendet ist.

Fliegen erzeugen während des Fluges statistische Fluktuationen des Drehmoments um ihre Hochachse (REICHARDT 1973; REICHARDT und POGGIO 1975). Dieses "Eigenverhalten" ist von grundlegender Bedeutung für das Fixationsverhalten der Fliegen (siehe Diskussion). Spontane Drehmomentfluktuationen treten gleichzeitig mit Spontanaktivitäten der Steuermuskeln auf: Bei Spontanaktivität des III1 L und des I1 R wird ein Drehmoment nach rechts beobachtet; es wird eine intendierte Spontanwendung nach rechts ausgeführt (Abb. 6). Bei Spontanaktivität des III1 R und des I1 L wird ein Drehmoment nach links erzeugt; es wird eine Spontanwendung nach links ausgeführt. Die Simultanregistrierungen der Spikeaktivitäten und des Drehmoments um die Hochachse bestätigen also die Schlußfolgerung, die HEIDE (1975) aus den asymmetrischen Änderungen der Schlagamplituden der beiden schwingenden Flügel während spontaner Spikeaktivitäten gezogen hat.

Die Änderungen des Drehmoments um die Hochachse folgen sehr genau den Änderungen der Spikeraten des Muskels III1 einer Thoraxseite und des synergistischen Muskels I1 der anderen Thoraxseite (Abb. 6). Ist ein Muskel III1 mit kurz aufeinanderfolgenden Spikesalven spontan aktiv, so sind entsprechende kurzzeitige intendierte Wendungen zur kontralateralen Seite zu beobachten (siehe z.B. 10. bis 13. Sekunde der Registrierung in Abb. 6 B). Daraus kann gefolgert werden, daß die Aktivität der Steuermuskeln III1 und I1 ein typisches Bild der Aktivität aller synergistischen Steuermuskeln wiedergibt, die maßgeblich an der Ausführung von Spontanwendungen mitwirken. - Ähnliche Befunde ergeben sich, wenn im Flug durch Streifenmusterbewegungen

intendierte Wendemanöver ausgelöst werden (siehe Kap. 4.1.2.).

4.1.2. Reaktionen auf Musterbewegungen in horizontaler Richtung

Für die vorliegende Untersuchung wurden die Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen von 35 fixiert fliegenden Versuchstieren aufgezeichnet (Musca: 1o Tiere; Calliphora: 25 Tiere). Es wurden keine qualitativen Unterschiede zwischen den Reaktionen der beiden Fliegenarten beobachtet. 27 Versuchstiere wurden durch das Standardreizprogramm gereizt (siehe Kap. 3.4.). Bei beiden Arten variierte die Stärke und Charakteristik der Antworten auf Streifenmusterbewegungen in horizontaler Richtung vor nur einem Komplexauge und vor beiden Komplexaugen von Tier zu Tier beträchtlich (vgl. SPÜLER 1975). Einige typische Originalregistrierungen in Abb. 7 sollen die Variationsbreite verdeutlichen. Die Variabilität der Reaktionen von einzelnen Versuchstieren im Verlauf des Experiments ist weniger stark ausgeprägt; charakteristische Besonderheiten der Reaktion (s.u.) bleiben in der Regel mehr oder weniger deutlich erhalten.

In den beiden ersten Teilreizperioden des Standardreizprogramms werden die beiden Streifenmuster vor dem rechten und dem linken Auge in horizontaler Richtung nach rechts und nach links bewegt. Gleichmäßig und ausdauernd fliegende Versuchstiere beantworten Streifenmusterbewegungen nach rechts (links) mit deutlicher Aktivität der Steuermuskeln III1 L und I1 R (III1 R und I1 L) (HEIDE 1968, 1971 b, 1975; SPÜLER 1975). Gleichzeitig werden deutliche Drehmomente nach rechts (links) erzeugt (Abb. 7 A, B, vgl. z.B. FERMI und REICHARDT 1963; GÖTZ 1968). Die Fliegen versuchen, der Streifenmusterbewegung zu folgen. Bei insgesamt schwächer reagierenden Tieren können die Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen zu einer Seite vor beiden Augen nahezu vollständig ausfallen (siehe Abb. 7 C). Gelegentlich wird eine Streifenmusterbewegung nach rechts (links) mit Spikeaktivität in den Steuermuskeln III1 R und I1 L (III1 L und I1 R) beantwortet, dabei wird ein Drehmoment nach links (rechts) erzeugt (siehe 1. Teilreizperiode des Reizprogramms in Abb. 7 D). Das Versuchstier führt hier also eine intendierte Wendung gegen die Bewegungsrichtung

des Streifenmusters durch. Die normale Zuordnung der Aktivitäten der Steuermuskeln III1 und I1 bleibt bei diesen Gegenreaktionen erhalten. Dieser Befund muß als ein weiterer Hinweis darauf gedeutet werden, daß die Aktivität der Steuermuskeln III1 und I1 ein typisches Bild der Aktivitäten aller synergistischen Steuermuskeln wiedergibt, die maßgeblich an der Ausführung von Wendungen mitwirken.

In den Teilreizperioden 3 bis 6 des Standardreizprogramms werden progressive und regressive Streifenmusterbewegungen jeweils vor nur einem Auge geboten. Reizung nur eines Auges ist hinreichend, um die Spikeaktivität der Steuermuskeln (SPÜLER 1975) und Drehmomente um die Hochachse auszulösen (FERMI und REICHARDT 1963; GÖTZ 1968). Durch regressive Musterbewegung vor nur einem Auge wird der ipsilaterale Steuermuskel III1 und der kontralaterale Muskel I1 immer deutlich schwächer erregt als durch Musterbewegung zu einer Seite vor beiden Augen. Auch die erzeugten Drehmomente sind vergleichsweise gering (Abb. 7 A, B). Bei vielen Versuchstieren können die Antworten auf regressive Musterbewegung ganz ausfallen (Abb. 7 C), oder sie sind so schwach, daß sie von spontanen Wendungen nicht mehr unterschieden werden können (Abb. 8 A, B). Häufig werden die Antworten auf regressive Bewegung im Verlauf eines Fluges deutlich schwächer (GÖTZ 1975a). Progressive Musterbewegung vor nur einem Auge wird dagegen durch sehr starke Spikeaktivitäten und sehr hohe Drehmomente beantwortet. Diese Reaktionen bleiben nur sehr selten aus. Von allen Versuchstieren wurde progressive Musterbewegung vor nur einem Auge deutlich stärker beantwortet als regressive Bewegung. Die meisten Fliegen reagieren auf progressive Musterbewegung sogar stärker als auf Streifenmusterbewegung zu einer Seite vor beiden Augen, d.h. auf progressive Bewegung vor dem einen Auge und gleichzeitige regressive Bewegung vor dem anderen Auge. Dieses Phänomen wird in dieser Untersuchung noch genauer analysiert und diskutiert (Kap. 4.1.5.; 5.2.2.). - Die Reaktionen auf progressive und regressive Streifenmusterbewegungen vor nur einem Auge zeigen, daß erregende neurale Verbindungen von Bewegungsdetektoren jedes Komplexauges zu jedem Steuermuskel III1 und I1 existieren.

In den beiden letzten Teilreizperioden des Standardreizprogramms wird das Versuchstier durch progressive Musterbewegung vor beiden Augen und durch regressive Musterbewegung vor beiden Augen gereizt. Regressive Bewegung vor beiden Augen wird nur selten durch schwache Aktivität des Muskels III1 R und I1 L oder der Muskeln III1 L und I1 R und entsprechend schwache Drehmomente beantwortet. In der Regel wird keine deutliche Reaktion beobachtet. Dagegen wird bei progressiver Musterbewegung vor beiden Augen, d.h. in der visuellen Reizsituation, die der Situation des freifliegenden Tieres im Geradeausflug entspricht, innerhalb dieses Standardreizprogramms in aller Regel eine hohe Spikeaktivität in den untersuchten Steuermuskeln beobachtet. Nur bei insgesamt sehr schwach reagierenden Tieren wird diese Musterbewegung nicht immer deutlich beantwortet. Durch progressive Streifenmusterbewegung vor beiden Augen können entweder die bei Linksdrehung oder die bei Rechtsdrehung aktiven Steuermuskeln erregt werden: So können die Muskeln III1 R und I1 L aktiv sein, wobei ein Drehmoment nach links erzeugt wird (Abb. 7 A, B, C, E); oder aber die Muskeln III1 L und I1 R sind aktiv mit Drehmoment nach rechts (Abb. 7 D, F). Es kommt auch relativ häufig vor, daß das Versuchstier während der Bewegung der Streifenmuster von einer intendierten Wendung nach rechts zu einer intendierten Wendung nach links übergeht und umgekehrt.

Die Variabilität der Aktivitätsmuster der Steuermuskeln III1 und I1 wird größer durch das Auftreten von simultanen Spikeaktivitäten der Muskeln beider Thoraxseiten. Simultane Aktivitäten können sowohl spontan auftreten als auch durch Streifenmusterbewegungen induziert werden (SPÜLER 1975; SPÜLER und HEIDE 1978). Sie sind in der Regel mit kurzzeitigen starken Erhöhungen der Flügelschlagfrequenz korreliert. Am häufigsten werden simultane Spikeaktivitäten der Steuermuskeln beider Thoraxseiten nach Ende einer progressiven Streifenmusterbewegung vor einem Auge oder vor beiden Augen beobachtet (Abb. 7 E, F; 17). Sie können auch während dieser Musterbewegungen auftreten (Abb. 7 E; 18). In anderen Teilreizperioden des Standardreizprogramms wurden sie nur selten registriert. Auf die simultanen Spikeaktivitäten wird in Kap. 4.1.7. näher eingegangen.

Bei manchen Versuchstieren ist in einigen Durchläufen des Standardreizprogramms in den Originalregistrierungen keine Beziehung zwischen den gebotenen Bewegungsreizen und den Spikeaktivitäten festzustellen (Abb. 7 F). Es tritt ein ständiger Wechsel zwischen Aktivität des III1 R mit Drehmoment nach links und Aktivität des III1 L mit Drehmoment nach rechts auf. Ein solcher "spontaner Aktivitätswechsel" wurde bereits von WIENRICH (1979) bei fixiert fliegenden Calliphoren beobachtet, die im Dunkeln um ihre Hochachse gedreht wurden. Erst eine Mittelung der Spikeaktivitäten und der Drehmomente über mehrere Durchläufe des Standardreizprogramms zeigt, daß diese Tiere in der typischen Weise auf die Bewegungsreize reagieren (vgl. Abb. 7 F und Abb. 17 vom gleichen Versuchstier 27). In bestimmten Teilen des Reizprogramms - z.B. nach dem Ende von Musterbewegungen - treten wiederholt Reaktionen zusätzlich zum normalen Aktivitätsmuster auf, oder dem normalen Aktivitätsmuster ist eine konstante Spontanaktivität in den Steuermuskeln beider Seiten unterlagert. - Die Drehmomente um die Hochachse folgen dem Aktivitätswechsel der Steuermuskeln (Abb. 7 F). Auch hier geben offensichtlich die Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 ein typisches Bild der Aktivitäten aller Steuermuskeln wieder, die entscheidend an der Erzeugung des Drehmoments beteiligt sind.

In der Regel endet die Spikeaktivität der Steuermuskeln nicht unmittelbar nach Ende eines Bewegungsreizes, sondern klingt mehr oder weniger langsam während der Bewegungspause ab (Abb. 7 Aa, Ab, Ba, Bb; Abb. 8 A, B; SPÜLER 1975). Auch die Drehmomente um die Hochachse bleiben dann nach Ende des Bewegungsreizes zunächst erhalten (Abb. 7 Ac, Bc; Abb. 8 C). Auch Drehmomentreaktionen von Drosophila zeigen diese "Reaktionspersistenz" (ZIMMERMANN 1975). Dieses Phänomen wurde als eine Folge der Tiefpaßfilterung gedeutet, der nach Untersuchungen von HEIDE (1975) die Signale von Bewegungsdetektorneurone unterworfen sind, bevor sie auf das neuromotorische Outputsystem wirken (SPÜLER 1975).

Unter den hier angewandten Bedingungen sind die Spikeaktivitäten und die Drehmomente in der Regel in der 2 Sekunden dauernden Pause

zwischen den Bewegungsreizen abgeklungen. Nur bei insgesamt sehr stark reagierenden Tieren können die Spikeaktivitäten und das Drehmoment über die gesamte Dauer der Pause aufrechterhalten bleiben (Abb. 7 A). Sobald jedoch eine Streifenmusterbewegung in die Gegenrichtung beginnt, bricht die Spikeaktivität sofort ab, noch bevor der Steuermuskel der Gegenseite aktiv wird. Daraus wurde bereits geschlossen, daß an der Bildung der Erregungsmuster der Steuermuskeln III1 neben erregenden Wirkungen von Streifenmusterbewegungen auch hemmende Einflüsse beteiligt sind (SPÜLER 1975). Beim Steuermuskel b1, der auch im Flug ohne Bewegungsreize aktiv ist, konnte die hemmende Wirkung von Streifenmusterbewegung vor beiden Augen direkt nachgewiesen werden (HEIDE 1975). Quantitative Auswertungen der Reaktionen von Versuchstieren mit deutlicher spontaner Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 geben weitere Aufschlüsse über die hemmenden Wirkungen von Streifenmusterbewegungen (Abb. 8): Durch Streifenmusterbewegung vor beiden Augen nach rechts (links) wird die Spikeaktivität des III1 R (III1 L) vermindert (1. und 2. Teilreizperiode des Standardreizprogramms in Abb. 8 und Abb. 17). Progressive Streifenmusterbewegung vor nur einem Auge ist hinreichend, um die Aktivität des ipsilateralen Steuermuskels III1 zu hemmen (3. und 5. Teilreizperiode in Abb. 8, 3. und 6. Teilreizperiode in Abb. 17). Regressive Musterbewegung vor nur einem Auge kann die Aktivität des kontralateralen Steuermuskels III1 vermindern (siehe Beginn der 4. Teilreizperiode in Abb. 8 und der 5. Teilreizperiode in Abb. 17). Diese Auswertungen geben einen Hinweis darauf, daß neben den erregenden Verschaltungen von jedem Auge zu jedem Steuermuskel III1 auch hemmende Verschaltungen von jedem Komplexauge zu jedem Steuermuskel III1 existieren. Eine genauere Analyse der Aktivitätsmuster der untersuchten Steuermuskeln III1 und I1 durch Reizung des Versuchstieres mit komplexen visuellen Bewegungsreizen bestätigt diese Hinweise (siehe Kap. 4.1.5.).

4.1.3. Reaktionen in einfachen visuellen Reizsituationen

In der vorliegenden Untersuchung gelang es bei einem Versuchstier (Tier 8, Musca),Experimente mit allen verwendeten Reizprogrammen durchzuführen. Die Spikeaktivitäten der beiden Steuermuskeln III1, die Spikeaktivität des Steuermuskels I1 R sowie das Drehmoment um die Hochachse wurde während einfacher visueller Bewegungsreize, während Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen nur vor einem Auge und in komplexen visuellen Reizsituationen erfaßt. Dieses Tier flog sehr ruhig und gleichmäßig; es reagierte deutlich mit hoher Spikeaktivität der Steuermuskeln und sehr hohen Drehmomenten (siehe Abb. 7 A). Wiederholte Tests mit dem Standardreizprogramm zeigten, daß die Reaktionen im Verlauf der Experimente nur geringfügig schwächer wurden und daß sich ihre Charakteristik nicht änderte. Die experimentellen Daten aus den verschiedenen Reizsituationen sind also bei diesem Tier unmittelbar miteinander vergleichbar, was angesichts der aufgezeigten großen Variabilität der Reaktionen von Tier zu Tier von besonderer Bedeutung ist. Aus den genannten Gründen werde ich im folgenden besonders auf die mit diesem Tier erzielten Ergebnisse eingehen.

Bedingt durch die Vielzahl der bei diesem Tier durchgeführten Experimente liegt für einige Reizbedingungen nur eine sehr geringe Zahl von Einzelmeßwerten vor. Die resultierenden Kurvenverläufe in den Abbildungen 9 bis 16 geben dennoch die charakteristische Abhängigkeit der Reaktionen von der Bewegungsrichtung der Streifenmuster in der jeweiligen Reizsituation wieder, wie ein Vergleich mit den Ergebnissen von anderen Versuchstieren, besonders auch von Schmeißfliegen, zeigt. Mit jeder einzelnen Calliphora wurden immer nur Experimente in wenigen Reizsituationen durchgeführt, um durch eine größere Datenmenge den verfälschenden Einfluß einzelner Spontanreaktionen oder eines gelegentlichen Ausbleibens der Reaktionen zu vermindern.

Wie in Kap. 3.4. schon ausgeführt wurde, lassen sich durch geeignete Kombinationen von Bewegungsrichtungen des rechten und des linken Streifenmusters vier grundsätzlich verschiedene Reizsituationen er-

zeugen, in denen natürliche Freiflugsituationen simuliert werden. Es wurde gezeigt, daß die Reizsituationen I und II hinsichtlich der simulierten Drehung um die Hochachse identisch sind. In der Situation I wird zusätzlich zur Rotation um die Hochachse eine Rotation um die Längsachse (Rollbewegung) simuliert, in der Situation II dagegen zusätzlich eine Translation in vertikaler Richtung. Die im folgenden dargestellten Experimente sollen klären, ob die Antworten der Steuermuskeln und das Drehmoment in diesen beiden Reizsituationen gleich sind, - d.h., ob nur die Rotationskomponente um die Hochachse beantwortet wird - oder ob die zusätzlich simulierten Bewegungskomponenten, nämlich die Rotation um die Längsachse und die Translation in vertikaler Richtung, das Antwortverhalten beeinflussen.

Simulation von Rotation um die Hochachse und um die Längsachse

Die Kurven in Abb. 9 geben die Abhängigkeit der Spikeaktivitäten und des Drehmoments um die Hochachse in der Reizsituation I wieder, in der eine Rotation um die Hochachse und um die Längsachse simuliert werden. Die Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 R und L und I1 R von Tier 8 (Musca) und der Muskeln III1 R und L von Tier 4o (Calliphora) sind am stärksten, wenn sich die beiden Streifenmuster in horizontaler Richtung nach rechts ($\sphericalangle R = 270^{o}$, $\sphericalangle L = 90^{o}$) bzw. links bewegen ($\sphericalangle R = 90^{o}$, $\sphericalangle L = 270^{o}$). Das heißt: Die Reaktionen sind bei der Kombination von Bewegungsrichtungen der Streifenmuster am größten, bei der die simulierte Drehung um die Hochachse maximal ist (vgl. Abb. 5). Die zusätzlich simulierte Rotation um die Längsachse hat offensichtlich keinen Einfluß auf die Spikeaktivität der hier untersuchten Steuermuskeln, obwohl durch geeignete Bewegungsreize durchaus intendierte Drehungen um die Längsachse ausgelöst werden können (SCHNEIDER 1956; SRINIVASAN 1977). Der Verlauf der Kurven für das erzeugte Drehmoment um die Hochachse nach rechts und links stimmt recht gut mit dem Verlauf der Kurven für die Spikeraten überein. Allerdings scheint das motorische System der hier untersuchten Stubenfliegen bei etwa 8×10^{-7} Nm das maximal mögliche Drehmoment zu erzeugen. (Zum Vergleich: Nach den Untersuchungen von GÖTZ (1968) tritt bei Drosophila Sättigung bei Drehmomenten von ca. $0{,}04 \times 10^{-7}$ Nm auf.)

Simulation von Rotation um die Hochachse und Translation in vertikaler Richtung

Die Abb. 10 zeigt die Antworten der gleichen Versuchstiere (Tier 8, Tier 40) in der Reizsituation II, in der zusätzlich zur Rotation um die Hochachse eine Translation in vertikaler Richtung simuliert wird. Sowohl die Ergebnisse von Musca als auch die von Calliphora zeigen, daß das Maximum der Aktivität der Steuermuskeln in dieser Reizsituation nicht mehr bei Streifenmusterbewegungen in horizontaler Richtung nach rechts oder links auftritt, d.h. nicht mehr dort, wo die Drehkomponente um die Hochachse maximal ist. Vielmehr ist das Maximum der Spikeaktivitäten deutlich verschoben zu Musterbewegungen nach links-oben beim Muskel III1 R ($\sphericalangle R = 30^{o}$; $\sphericalangle L = 330^{o}$) bzw. nach rechts-oben bei den Muskeln III1 L und I1 R ($\sphericalangle R = 330^{o}$, $\sphericalangle L = 30^{o}$). Durch diese Kombinationen von Bewegungsrichtungen der beiden Streifenmuster wird eine Freiflugsituation simuliert, in der die Fliege Höhe verliert, während sie nach rechts oder nach links gedreht wird. In dieser Reizsituation hat also die zusätzlich zur Rotation um die Hochachse simulierte Translation in vertikaler Richtung eine ganz entscheidende Bedeutung. Auch die Drehmoment-Kurven zeigen, daß Streifenmusterbewegungen nach links-oben bzw. rechts-oben sehr stark beantwortet werden. Allerdings sind die Maxima hier weniger stark ausgeprägt, bei der Stubenfliege sicherlich auf Grund der beobachteten Sättigungserscheinungen im mechanomotorischen System.

In Experimenten mit einem einzelnen, frontal vor dem Versuchstier aufgestellten Streifenmusterprojektor konnte gezeigt werden, daß auch die Steuermuskeln I1 und b2 von Drosophila (HEIDE und GÖTZ, in Vorbereitung) und die Steuermuskeln b2 von Calliphora (HIRTH, persönliche Mitteilung) am stärksten erregt werden, wenn das Streifenmuster nach rechts-oben bzw. links-oben bewegt wird.

Die besondere Wirkung von Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben vor einem Auge wird auch deutlich in den Experimenten in den Reizsituationen III und IV. In diesen Reizsituationen wird keine Drehbewegung um die Hochachse simuliert. Die Reizsituationen sind identisch hinsichtlich der simulierten Translationsbewegung in horizontaler

Richtung. In der Situation III wird zusätzlich eine Translation auch in vertikaler Richtung simuliert, in der Situation IV dagegen zusätzlich eine Rotation um die Längsachse (vgl. Abb. 5 III und 5 IV).

Simulation von Translation in horizontaler Richtung und in vertikaler Richtung

Die Abb. 11 gibt die Reaktion der beiden Versuchstiere (Tier 8, Tier 40) in der Reizsituation III wieder. Die Steuermuskeln III1 L und I1 R der Stubenfliege sind stark aktiv bei Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben vor beiden Augen ($\sphericalangle R$ und $\sphericalangle L = 270^{\circ}$ bis 360°). Auch der Steuermuskel III1 R der Schmeißfliege wird bei Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben vor beiden Augen am stärksten erregt. Die Antworten verschiedener Tiere auf das Standardreizprogramm zeigten schon, daß bei progressiver Streifenmusterbewegung in horizontaler Richtung vor beiden Augen ($\sphericalangle R = \sphericalangle L = 270^{\circ}$ in Abb. 11) entweder der Muskel III1 R oder der Muskel III1 L aktiv sein kann oder daß in seltenen Fällen auch beide Muskeln III1 simultan erregt werden können. Die Experimente in Reizsituation III zeigen nun, daß diese schon im Standardreizprogramm in Erscheinung tretende erregende Wirkung von Streifenmusterbewegungen am stärksten durch Bewegungen nach hinten-oben ausgeübt wird; d.h. dann, wenn eine Freiflugsituation simuliert wird, in der die Fliege im Geradeausflug Höhe verliert.

Simulation von Translation in horizontaler Richtung und Rotation um die Längsachse

Während in Reizsituation III Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben gleichzeitig auf beiden Projektorschirmen geboten werden, wird in Reizsituation IV ein Streifenmuster nach hinten-unten bewegt, wenn das Streifenmuster auf der Gegenseite nach hinten-oben läuft (siehe Abb. 5 IV). In dieser Reizsituation werden die untersuchten Steuermuskeln dann stark erregt, wenn entweder das rechte oder das linke Streifenmuster nach hinten-oben bewegt wird (Abb. 12). Der Verlauf der Kurven im Bereich der Laufrichtungswinkel $\sphericalangle R$ und $\sphericalangle L = 180^{\circ}$ bis 360° ($= 0^{\circ}$) macht es wahrscheinlich, daß der erregende Einfluß bei Streifenmusterbewegung nach hinten-oben sowohl auf den

ipsilateralen wie auch auf den kontralateralen Steuermuskel III1 wirkt. Die zusätzlich zur Translation in horizontaler Richtung simulierte Rotation um die Längsachse hat keinen sichtbaren Einfluß auf das Antwortverhalten (s.o.).

Es wurde darauf hingewiesen, daß in den Reizsituationen, in denen in erster Linie eine Rotation um die Hochachse simuliert wird, der Verlauf der Kurven für die Spikeraten recht gut mit dem Verlauf der Drehmoment-Kurven übereinstimmen. In den Reizsituationen dagegen, in denen hauptsächlich eine Translation in horizontaler Richtung simuliert wird, weichen die Kurvenverläufe häufig voneinander ab. Dennoch könnten die Spikeaktivitäten der hier untersuchten Steuermuskeln in einer bestimmten Hinsicht ein typisches Bild der Aktivität aller Steuermuskeln wiedergeben, die maßgeblich an der Erzeugung von Drehmomenten um die Hochachse beteiligt sind: In einer gegebenen Reizsituation kann sowohl der Muskel III1 L aktiv werden, der an Wendungen nach rechts beteiligt ist, als auch der Muskel III1 R, der an Wendungen nach links beteiligt ist. Gilt dies in gleicher Weise für andere Steuermuskelpaare, so könnten sich die Wirkungen der rechtsdrehenden und der linksdrehenden Muskeln kompensieren. Eine genaue Entsprechung zwischen den Spikeraten einzelner Steuermuskeln und dem Drehmoment wäre dann nicht zu erwarten.

4.1.4. Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor nur einem Auge

Die Experimente, in denen das Versuchstier durch Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor nur einem Auge gereizt wird, sollen nicht das Verhalten in natürlichen Flugsituationen erfassen, wie es in den Reizsituationen I bis IV geschah. Vielmehr dienen diese Versuche dazu, zu ermitteln, wie die erregenden Einflüsse, die bei Streifenmusterbewegungen auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln einwirken, von der Bewegungsrichtung abhängen. Die typischen Reaktionen sollen wieder am Beispiel der Stubenfliege (Tier 8) und der Schmeißfliege (Tier 40) dargestellt werden (Abb. 13).

Alle abgebildeten Kurven geben bei ∢R bzw. ∢L = 90° die Antworten auf eine regressive Streifenmusterbewegung nur vor einem Auge wieder, bei ∢R bzw. ∢L = 270° die Antworten auf eine progressive Streifenmusterbewegung. Ein Vergleich der Spikeraten bei Reizung nur des ipsilateralen Auges und bei Reizung nur des kontralateralen Auges zeigt (vgl. auch Kap. 4.1.2.): Durch progressive Streifenmusterbewegung vor dem kontralateralen Auge werden die Steuermuskeln III1 sehr viel stärker erregt als durch regressive Streifenmusterbewegung vor dem ipsilateralen Auge (vgl. Abb. 13 Ab, Ba, Cb, Da mit Aa, Bb, Ca, Db). Die Steuermuskeln I1 werden stärker durch progressive Streifenmusterbewegung vor dem ipsilateralen Auge erregt als durch regressive Streifenmusterbewegung vor dem kontralateralen Auge (vgl. Abb. 13 Ac mit Bc). Auch die induzierten Drehmomente um die Hochachse sind bei progressiver Streifenmusterbewegung größer als bei regressiver Musterbewegung (Abb. 13, Zeile Ad - Dd; vgl. z.B. REICHARDT 1973; GÖTZ 1975 a; GEIGER und POGGIO 1975). Der starke Unterschied in der Beantwortung der progressiven und der regressiven Streifenmusterbewegung ergibt sich in gleicher Weise bei Reizung des rechten Auges wie auch bei Reizung des linken Auges. Daher ist ausgeschlossen, daß dieses Phänomen auf eine zufällige Asymmetrie im neuromotorischen System der Versuchstiere zurückzuführen ist.

Die Ipsilateral-Regressiv-Erregung-III1

Die Spikeraten der Steuermuskeln III1 sind abhängig von der Bewegunggsrichtung eines Streifenmusters, das nur vor dem ipsilateralen Auge bewegt wird. Das Maximum der Erregung liegt in der Regel beim Laufrichtungswinkel ∢R bzw. ∢L = 90° d.h. bei regressiver Streifenmusterbewegung in horizontaler Richtung (Abb. 13 Aa, Bb, Ca, Db). Allerdings ist der Verlauf der Kurven von Tier zu Tier und von Flug zu Flug sehr variabel, besonders dann, wenn die Reaktionen insgesamt sehr schwach ausfallen. Dann werden die Mittelwerte der Spikerate durch einzelne starke Spontanreaktionen stark beeinflußt. Einen weiteren wichtigen Grund für die Variabilität der Kurvenverläufe im Bereich der Laufrichtungswinkel 0° - 180° zeigen die Experimente in den komplexen visuellen Reizsituationen (siehe Kap. 4.1.5.).

Für den hier beobachteten fördernden Einfluß auf die Spikeaktivität eines Steuermuskels III1 soll im folgenden die Bezeichnung Ipsilateral-Regressiv-Erregung-III1 verwendet werden (Ipsi-Reg-Erregung-III1). Diese Bezeichnung soll zusammenfassen, daß diese erregende Wirkung durch Streifenmusterbewegungen vor dem ipsilateralen Auge bzw. auf den ipsilateralen Steuermuskel III1 ausgeübt wird. Das Ausmaß der Erregung ist abhängig von der Bewegungsrichtung des Streifenmusters. Sie tritt auf bei Streifenmusterbewegungen, die eine Bewegungskomponente in horizontaler Richtung nach vorne (regressiv) aufweisen. Die Bezeichnung soll nicht beinhalten, bei welcher Bewegungsrichtung im Bereich der Laufrichtungswinkel 30^{o} - 150^{o} die erregende Wirkung maximal ist (zur Begründung dieser Einschränkung siehe Kap. 4.1.5.).

Die Kontralateral-Progressiv-Erregung-III1

Die Spikerate der Steuermuskeln III1 sind abhängig von der Bewegungsrichtung eines Streifenmusters, das nur vor dem kontralateralen Auge bewegt wird. Die Steuermuskeln werden stark erregt bei Streifenmusterbewegungen in die Richtungen $\sphericalangle R$ bzw. $\sphericalangle L = 210^{o}$ bis 360^{o} ($= 0^{o}$) (Abb. 13 Ab,Ba, Cb, Da). Für diesen fördernden Einfluß auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 soll im folgenden die Bezeichnung Kontralateral-Progressiv-Erregung-III1 verwendet werden (Kontra-Prog-Erregung-III1). Diese Bezeichnung soll zusammenfassen, daß diese erregende Wirkung durch Streifenmusterbewegungen vor dem kontralateralen Auge bzw. auf den kontralateralen Steuermuskel III1 ausgeübt wird. Das Ausmaß der Erregung ist abhängig von der Bewegungsrichtung des Streifenmusters. Sie tritt auf bei Streifenmusterbewegungen, die eine Bewegungskomponente in horizontaler Richtung nach hinten (progressiv) aufweisen.

Die Progressiv-Zusatz-Erregung

Die Kurven, die die Abhängigkeit der Spikeraten der Muskeln III1 von der Bewegungsrichtung des kontralateralen Streifenmusters wiedergeben, zeigen folgende Besonderheit: Wenn alle Mittelwerte der Spikeraten bei Streifenmusterbewegungen in die Richtungen 210^{o} bis 360^{o} ($= 0^{o}$)

kleiner als ca. 60 Spikes/s sind, so wird das Maximum der Erregung bei ∢R bzw. ∢L = 270° beobachtet, d.h. bei progressiver Musterbewegung in horizontaler Richtung (Abb. 13 Cb). Werden jedoch Streifenmusterbewegungen in einige dieser Bewegungsrichtungen mit mehr als 60 Spikes/s beantwortet, so ist das Maximum der Erregung zu Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben (∢R bzw. ∢L = 330°) verschoben (siehe Abb. 13 Ab, Ba, Da). Dies wird besonders deutlich in der Abb. 14, in der alle von Calliphora verfügbaren Daten zusammengestellt wurden: Für die Kurve A wurden die Spikeraten von 7 Steuermuskeln III1 gemittelt, die Streifenmusterbewegungen bei allen Laufrichtungswinkeln zwischen 210° und 360° (= 0°) im Mittel mit weniger als 60 Spikes/s beantworteten. Das Maximum der Spikeaktivität dieser Steuermuskeln III1 liegt bei Streifenmusterbewegung in horizontaler Richtung nach hinten (∢R bzw. ∢L = 270°). Die Kurve B dagegen zeigt die gemittelten Spikeaktivitäten von 6 Steuermuskeln III1, die Streifenmusterbewegungen bei wenigstens einem der Laufrichtungswinkel von 210° bis 360° (= 0°) im Mittel mit mehr als 60 Spikes/s beantworten. Im Vergleich zur Kurve A ist das Maximum der Spikeaktivität hier deutlich verschoben zu Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben (∢R bzw. ∢L = 300° bis 330°).

Diese Ergebnisse weisen darauf hin, daß die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 bei Streifenmusterbewegung vor dem kontralateralen Auge durch zwei verschiedene erregende Einflüsse bestimmt wird: durch die Kontra-Prog-Erregung-III1, die bei progressiver Streifenmusterbewegung in horizontaler Richtung maximal wirksam zu sein scheint und durch einen zusätzlichen erregenden Einfluß, der bei Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben die stärkste Wirkung auszuüben scheint. Dieser zweite erregende Einfluß kann von Tier zu Tier und beim rechten und linken Steuermuskel III1 in unterschiedlichem Ausmaß an der Erzeugung der Spikeaktivität beteiligt sein. Wenn dieser Einfluß wirksam ist, tritt das Erregungsmaximum der Steuermuskeln nicht mehr bei progressiver Streifenmusterbewegung auf, sondern bei Bewegung nach hinten-oben. Gleichzeitig wird aber auch

die Spikerate bei progressiver Streifenmusterbewegung erhöht, wie ein Vergleich der Kurven A und B in Abb. 14 beim Laufrichtungswinkel $\sphericalangle R$ bzw. $\sphericalangle L = 270^{o}$ zeigt. Dieser zusätzliche erregende Einfluß ist also auch bei progressiver Streifenmusterbewegung wirksam. Daher soll er im folgenden als Progressiv-Zusatz-Erregung bezeichnet werden.

In den Reizsituationen II, III und IV wurden schon Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 beobachtet, die auf eine besondere Bedeutung der Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben vor dem ipsilateralen oder dem kontralateralen Auge hinwiesen. Es kann gezeigt werden, daß sich das Verhalten der Versuchstiere in diesen Reizsituationen, die reale Flugsituation simulieren, auf die Progressiv-Zusatz-Erregung zurückführen läßt (siehe Diskussion). Weitere unabhängige Hinweise auf die Progressiv-Zusatz-Erregung geben Experimente in komplexen visuellen Reizsituationen (Kap. 4.1.5.), simultane Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 (Kap. 4.1.7.) und Registrierungen von Flügelschlagfrequenz und Vortrieb (Kap. 4.2.).

Die Spikeaktivitäten der Steuermuskeln I1 und das Drehmoment um die Hochachse

Ein Vergleich der Spikeaktivitäten des Steuermuskels III1 L von Musca (Abb. 13 Ab, Bb) mit den Aktivitäten der Steuermuskeln I1 R (Abb. 13 Ac, Bc) zeigt, daß die Spikeaktivitäten der beiden Muskeln in gleicher Weise vom gebotenen Bewegungsreiz abhängen. Auf den Steuermuskel I1 einer Thoraxseite wirken offensichtlich die gleichen erregenden Einflüsse wie auf den Muskel III1 der Gegenseite. Allerdings sind die bisher für diese Einflüsse verwendeten Bezeichnungen teilweise nicht anwendbar, wenn sie die Wirkung auf den Muskel I1 kennzeichnen sollen. Es muß jeweils "kontralateral" durch "ipsilateral" und "ipsilateral" durch "kontralateral" ersetzt werden. Der Ipsi-Reg-Erregung-III1 entspricht also die Kontra-Reg-Erregung-I1 und der Kontra-Prog-Erregung-III1 die Ipsi-Prog-Erregung-I1. Die Progressiv-Zusatz-Erregung wirkt vermutlich in gleicher Weise auf die synergistischen Steuermuskeln III1 und I1. - Der Verlauf der Kurven, die die Abhängigkeit der Spikeraten und der Drehmomente um die Hochachse von der Bewegungsrichtung des Streifenmusters vor nur einem Auge

wiedergeben, stimmen - abgesehen von Sättigungserscheinungen - in der Regel recht gut überein. Dies weist darauf hin, daß die Spikeaktivität aller Steuermuskeln, die an der Erzeugung des Drehmoments beteiligt sind, in dieser Reizsituation in gleicher oder ähnlicher Weise durch die Streifenmusterbewegungen erregend beeinflußt werden.

4.1.5. Reaktionen auf komplexe visuelle Bewegungsreize

Sowohl die Experimente, in denen durch Streifenmusterbewegungen vor beiden Augen real mögliche Flugsituationen simuliert werden (Kap. 4.1.3.) als auch die Experimente, in denen die Versuchstiere durch Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen nur vor einem Auge gereizt werden (Kap. 4.1.4.), geben hauptsächlich Aufschluß über erregende Wirkungen, die durch Musterbewegungen auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln ausgeübt werden. Hinweise darauf, daß auch hemmende Wirkungen von Streifenmusterbewegungen an der Bildung der Erregungsmuster der Steuermuskeln III1 beteiligt sind, geben aber schon die Reaktionen auf das Standardreizprogramm dann, wenn die Steuermuskeln III1 in den Laufpausen zwischen den Streifenmusterbewegungen deutlich aktiv sind (siehe Kap. 4.1.2.). Diese Voraussetzung, unter der die Hemmwirkungen im Standardreizprogramm in Erscheinung treten, lassen sich aber nicht gezielt durch experimentelle Eingriffe schaffen. Daher mußte zur Untersuchung der Hemmwirkung ein spezielles Reizprogramm entwickelt werden.

Eine systematische Analyse der Hemmwirkungen, die durch Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 und I1 ausgeübt wird, ist möglich in den komplexen visuellen Reizsituationen. In diesen Reizsituationen wird vor einem Auge ein Streifenmuster progressiv oder regressiv in horizontaler Richtung bewegt, während das Streifenmuster vor dem anderen Auge in verschiedene Richtungen bewegt wird. Die Hemmwirkungen lassen sich im Prinzip folgendermaßen erschließen: In der komplexen visuellen Reizsituation wird durch die progressive bzw. durch die regressive Streifenmusterbewegung vor dem einen Auge ein erregender Einfluß auf die Spikeaktivität eines Steuermuskels ausgeübt. Durch

die gleichzeitig gebotene Streifenmusterbewegung in verschiedene Richtungen vor dem anderen Auge kann dieser erregende Einfluß mehr oder weniger kompensiert werden. Dann ist die resultierende Spikeaktivität geringer als die Spikeaktivität, die als Antwort auf progressive bzw. regressive Streifenmusterbewegung nur vor einem Auge in anderen Teilreizperioden des gleichen Reizprogramms registriert wird. Diese Verminderung der Spikerate wird als Zeichen für die hemmende Wirkung der Bewegung desjenigen Streifenmusters gedeutet, dessen Bewegungsrichtung geändert wurde.

Die Ergebnisse der Experimente in den komplexen visuellen Reizsituationen sollen wieder anhand der Reaktionen der Stubenfliege (Tier 8) sowie einer Schmeißfliege (Tier 29) dargestellt werden (Abb. 15 und Abb. 16).

Zunächst wird das Streifenmuster vor dem kontralateralen Auge in progressiver Richtung bewegt, während gleichzeitig das Streifenmuster vor dem ipsilateralen Auge in verschiedene Richtungen bewegt wird. Dann werden die hemmenden Wirkungen der ipsilateral gebotenen Bewegungsreize vor dem "Erregungshintergrund" deutlich, der durch die progressive Streifenmusterbewegung vor dem kontralateralen Auge erzeugt wird (durchgezogene Kurven in Abb. 15 Aa, Bb, Cb). Das klarste Bild der Hemmwirkung bieten die Reaktionen des Muskels III1 L der Stubenfliege (Abb. 15 Bb), da diese am wenigsten durch zusätzliche erregende Wirkungen von Streifenmusterbewegungen überdeckt sind. Die grob gestrichelte Gerade in Abb. 15 Bb gibt die mittlere Spikerate bei progressiver Streifenmusterbewegung nur vor dem kontralateralen, rechten Auge wieder. Die Orientierung des Streifenmusters vor dem ipsilateralen, linken Auge wird verändert, das Streifenmuster wird jedoch nicht bewegt. Hier, wie auch in allen anderen Grafiken der Abb. 15 und Abb. 16, gibt der Fehlerbalken am Rande der Grafik die gesamte Spannweite der mittleren Spikeraten an, die bei den verschiedenen Orientierungen des nicht bewegten Streifenmusters gemessen wurde. Die geringe Spannweite der Mittelwerte zeigt, daß die Reaktion des Muskels III1 L auf die progressive Streifenmusterbewegung vor dem kontralateralen Auge unabhängig ist von der

Orientierung des nicht bewegten Streifenmusters vor dem ipsilateralen Auge.

Die Ipsilateral-Regressiv-Hemmung-III1

Werden gleichzeitig mit einer progressiven Streifenmusterbewegung vor dem kontralateralen, rechten Auge Streifenmusterbewegungen in unterschiedliche Richtungen vor dem ipsilateralen, linken Auge gegeben, so ändert sich die Spikeaktivität des Steuermuskels III1 L in Abhängigkeit vom eingestellten Laufrichtungswinkel $\sphericalangle L$ (durchgezogene Kurve in Abb. 15 Bb). Ein Vergleich mit der Spikeaktivität bei progressiver Bewegung nur vor dem rechten Auge (grob gestrichelte Gerade) zeigt: Wird das Streifenmuster vor dem ipsilateralen, linken Auge nach vorne bzw. nach vorne-unten bewegt ($\sphericalangle L = 60^{o}$ bis 150^{o}), so wird die Aktivität des Muskels III1 L im Vergleich zur Aktivität bei progressiver Streifenmusterbewegung nur vor dem kontralateralen, rechten Auge stark herabgesetzt. Der Verlauf der Kurve macht deutlich, daß das Ausmaß dieser Hemmung der Spikeaktivität des Muskels III1 L abhängig ist von der Richtung, in der das Streifenmuster vor dem ipsilateralen, linken Auge bewegt wird. In diesem Experiment scheint der hemmende Einfluß im Bereich der Laufrichtungswinkel $\sphericalangle L = 0^{o}$ bis 180^{o} bei $\sphericalangle L = 120^{o}$ bis 150^{o} am größten zu sein, d.h. bei Streifenmusterbewegungen nach vorne-unten.

Für den hemmenden Einfluß auf die Spikeaktivität eines Steuermuskels III1 soll im folgenden die Bezeichnung "Ipsilateral-Regressiv-Hemmung-III1" verwendet werden (Ipsi-Reg-Hemmung-III1). Diese Bezeichnung soll zusammenfassen, daß die hemmende Wirkung durch Streifenmusterbewegung vor dem ipsilateralen Auge bzw. auf die Aktivität des ipsilateralen Muskels III1 ausgeübt wird. Das Ausmaß dieser Hemmung ist abhängig von der Bewegungsrichtung des Streifenmusters. Sie tritt auf bei Streifenmusterbewegungen, die eine Bewegungskomponente in horizontaler Richtung nach vorne (regressiv) aufweisen. Die Bezeichnung soll nicht beinhalten, bei welcher Bewegungsrichtung im Bereich der Laufrichtungswinkel 30^{o} bis 150^{o} die hemmende Wirkung maximal ist.

Die von der Bewegungsrichtung des Streifenmusters abhängige Ipsi-Reg-Hemmung-III1 trat bei 7 von 9 Versuchstieren, mit denen in komplexen visuellen Reizsituationen experimentiert wurde, mehr oder weniger deutlich in Erscheinung. Auch bei den Tieren, bei denen die Hemmwirkung als nicht deutlich gewertet wurde, deutet der Kurvenverlauf eine entsprechende Tendenz an. Die Abhängigkeit der Hemmung von der Bewegungsrichtung des Streifenmusters ist bei 6 Versuchstieren augenfällig. Allerdings variiert die Richtung der Streifenmusterbewegung sehr stark, bei der das Minimum der Spikeaktivität des jeweils untersuchten Steuermuskels auftritt. Dies zeigt sich schon im Experiment mit der Stubenfliege: Während das Minimum der Spikeaktivität des Muskels III1 L bei den Laufrichtungswinkeln $\sphericalangle L = 120^{o}$ bis 150^{o} liegt (Abb. 15 Bb, durchgezogene Kurve), ist die Spikeaktivität des Muskels III1 R bei den Laufrichtungswinkeln $\sphericalangle R = 60^{o}$ bis 90^{o} am geringsten (Abb. 15 Aa). Die Drehmomente um die Hochachse nach links (Abb. 15 Ad) bzw. nach rechts (Abb. 15 Bd) sind dagegen am stärksten verringert, wenn das Streifenmuster in horizontaler Richtung nach links bzw. nach rechts bewegt wird ($\sphericalangle R$ bzw. $\sphericalangle L = 90^{o}$).

Die Überlagerung von Ipsilateral-Regressiv-Hemmung-III1 und Ipsilateral-Regressiv-Erregung-III1

Wie in Kap. 4.1.4. gezeigt wurde, bewirkt eine Streifenmusterbewegung vor nur einem Auge im Bereich der Laufrichtungswinkel 0^{o} bis 180^{o} Spikeaktivität im ipsilateralen Steuermuskel III1. Dieser Einfluß wurde als Ipsi-Reg-Erregung-III1 bezeichnet. Folglich wird die Reaktion der Steuermuskeln III1 in der komplexen visuellen Reizsituation nicht nur durch den erregenden Einfluß der progressiven Streifenmusterbewegung vor dem kontralateralen Auge sowie durch die Ipsi-Reg-Hemmung-III1 bestimmt sondern auch durch die gleichzeitig wirkende Ipsi-Reg-Erregung-III1. Dies wird besonders deutlich in den Ergebnissen der Experimente mit der Schmeißfliege in Abb. 15 Cb (durchgezogene Kurve). Hier tritt im Bereich der Laufrichtungswinkel 30^{o} bis 150^{o}, in dem die Ipsi-Reg-Hemmung-III1 wirksam ist, im Kurvenverlauf ein zusätzliches Maximum beim Laufrichtungswinkel $\sphericalangle L = 120^{o}$ auf. Auch die Reaktion dieses Steuermuskels auf Streifen-

musterbewegung in verschiedene Richtungen nur vor dem ipsilateralen Auge hat bei dieser Bewegungsrichtung ein Maximum (fein gestrichelte Kurve). Es kann angenommen werden, daß auch das Maximum der Spikerate bei $\sphericalangle L = 120^{o}$ in der komplexen visuellen Reizsituation durch die Ipsi-Reg-Erregung-III1 hervorgerufen wird.

Die Überlagerung der Wirkungen von Ipsi-Reg-Erregung-III1 und Ipsi-Reg-Hemmung-III1 führt dazu, daß das Minimum der Spikerate im Bereich der Laufrichtungswinkel 30^{o} bis 150^{o} in der komplexen visuellen Reizsituation nicht notwendigerweise bei Streifenmusterbewegung in diejenige Richtung auftritt, bei der die zugrundeliegende Ipsi-Reg-Hemmung-III1 am stärksten wirkt. So ist wohl auch die Hemmwirkung auf den Muskel III1 L von Musca in der komplexen visuellen Reizsituation (Abb. 15 Bb, durchgezogene Kurve) nicht am stärksten bei den Laufrichtungswinkeln $\sphericalangle L = 120^{o}$ bis 150^{o}. Vielmehr ist das Minimum der Spikeaktivität zu diesen Streifenmusterbewegungen nach vorne-unten verschoben, da der Muskel III1 L besonders bei Musterbewegungen nach vorne-oben einem starken erregenden Einfluß unterliegt, wie die Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen nur vor dem ipsilateralen Auge zeigen (fein gestrichelte Kurve). Die eigentliche Vorzugsrichtung der Ipsi-Reg-Hemmung-III1 ist in diesen Experimenten also nicht zu ermitteln, da die erregende und die hemmende Wirkung von Streifenmusterbewegungen gleichzeitig auftreten und nicht voneinander zu trennen sind.

Umgekehrt gilt natürlich auch, daß die Ipsi-Reg-Erregung-III1 nicht notwendigerweise bei dem Laufrichtungswinkel den größten Einfluß ausübt, bei dem die Reaktion auf eine Streifenmusterbewegung in verschiedene Richtungen nur vor dem ipsilateralen Auge am stärksten ist. Die gleichen experimentellen Daten, die oben angeführt wurden, demonstrieren, daß die eigentliche Vorzugsrichtung der erregenden Wirkung von Streifenmusterbewegungen dadurch maskiert sein kann, daß die Wirkung der Ipsi-Reg-Hemmung-III1 überlagert ist: Bei den Laufrichtungswinkeln, bei denen in der komplexen visuellen Reizsituation das Minimum der Spikeaktivität auftritt (durchgezogene Kurve), er-

scheint auch die Spikeaktivität bei Reizung nur des ipsilateralen Auges vermindert (fein gestrichelte Kurve). Liegt das Minimum der Spikeaktivität nicht bei Streifenmusterbewegungen in horizontaler Richtung nach vorne (Abb. 15 Bb, Cb), so ist der Verlauf der gestrichelten Kurve deutlich asymmetrisch in bezug auf den Abszissenwert 90^{o}. Liegt dagegen das Minimum der Spikeaktivität in etwa bei Streifenmusterbewegung in horizontaler Richtung nach vorne (Abb. 15 Aa), so zeigt auch die gestrichelte Kurve keine deutliche Asymmetrie. Diese Beziehungen machen es sehr wahrscheinlich, daß die Ipsi-Reg-Hemmung-III1 auch dann die Spikeaktivität eines Steuermuskels III1 beeinflußt, wenn nur vor dem ipsilateralen Auge ein Streifenmuster bewegt wird - was nicht selbstverständlich ist (siehe Diskussion). Die Beziehungen zwischen den Kurvenverläufen zeigen, daß in den Experimenten mit Streifenmusterbewegungen nur vor dem ipsilateralen Auge die eigentliche Vorzugsrichtung der Ipsi-Reg-Erregung-III1 nicht ermittelt werden kann.

Die Abbildungen 15 Aa, Bb, Cb geben bei $\sphericalangle R$ bzw. $\sphericalangle L = 90^{o}$ die mittleren Spikeraten der Steuermuskeln bei Streifenmusterbewegung zur kontralateralen Seite in horizontaler Richtung vor nur einem oder vor beiden Augen an. Hier treten die schon in Kap. 4.1.2. und 4.1.3. aufgezeigten typischen Verhältnisse in Erscheinung: Die Steuermuskeln III1 beantworten Streifenmusterbewegung zur kontralateralen Seite vor beiden Augen (durchgezogene Kurve) schwächer als progressive Streifenmusterbewegung nur vor dem kontralateralen Auge (grob gestrichelte Geraden). Dies erschien paradox, da auch regressive Streifenmusterbewegung nur vor dem ipsilateralen Auge deutliche Spikeaktivität im Steuermuskel III1 bewirkt (fein gestrichelte Kurve). Die Ergebnisse der Experimente in den komplexen visuellen Reizsituationen klären dieses Phänomen auf: Bei Streifenmusterbewegungen zur kontralateralen Seite vor beiden Augen überlagern sich nicht nur die erregende Wirkung der progressiven Bewegung vor dem kontralateralen Auge und die erregende Wirkung der regressiven Bewegung vor dem ipsilateralen Auge (Ipsi-Reg-Erregung-III1). Vielmehr ist diesen beiden erregenden Einflüssen noch ein dritter, hemmender Einfluß überlagert, der ebenfalls bei regressiver Bewegung vor dem

ipsilateralen Auge wirksam wird (Ipsi-Reg-Hemmung-III1). Bei Streifenmusterbewegung vor beiden Augen wird die Spikeaktivität des Steuermuskels III1 durch die Ipsi-Reg-Hemmung-III1 in sehr viel stärkerem Maße vermindert, als sie durch die Ipsi-Reg-Erregung-III1 erhöht wird.

Die Ipsilateral-Progressiv-Hemmung-III1

Bisher wurde dargestellt, wie die Spikeaktivitäten der Steuermuskeln sich ändern, wenn zusätzlich zu einer progressiven Streifenmusterbewegung vor dem kontralateralen Auge Bewegungen im Bereich der Laufrichtungswinkel 0^{o} bis 180^{o} vor dem ipsilateralen Auge geboten wird. Im folgenden soll die Auswirkung von Streifenmusterbewegungen im Bereich der Laufrichtungswinkel 180^{o} bis 360^{o} (= 0^{o}) betrachtet werden. Die Abb. 15 Bb zeigt: Wird das Streifenmuster vor dem ipsilateralen, linken Auge nach hinten-unten, hinten oder hinten-oben bewegt ($\sphericalangle L = 210^{o}$ bis 330^{o}) , so wird der Muskel III1 L inaktiv. Der erregende Einfluß der progressiven Streifenmusterbewegung vor dem kontralateralen, rechten Auge wird durch Streifenmusterbewegungen in die Richtungen 210^{o} bis 330^{o} vor dem ipsilateralen, linken Auge kompensiert. Für diesen hemmenden Einfluß auf die Spikeaktivität eines Steuermuskels III1 soll im folgenden die Bezeichnung "Ipsilateral-Progressiv-Hemmung-III1" verwendet werden (Ipsi-Prog-Hemmung-III1). Diese Bezeichnung soll zusammenfassen, daß diese hemmende Wirkung durch Streifenmusterbewegung vor dem ipsilateralen Auge bzw. auf die Aktivität des ipsilateralen Muskels III1 ausgeübt wird. Sie tritt bei Streifenmusterbewegungen auf, die eine Bewegungskomponente in horizontaler Richtung nach hinten (progressiv) aufweisen. Die Bezeichnung soll nicht beinhalten, bei welcher Bewegungsrichtung im Bereich der Laufrichtungswinkel 210^{o} bis 330^{o} die hemmende Wirkung maximal ist.

Die Überlagerung von Ipsi-Prog-Hemmung-III1, Kontra-Prog-Erregung-III1 und Progressiv-Zusatz-Erregung

Nicht immer wird - wie in Abb. 15 Bb, die der Klarheit halber zuerst betrachtet wurde - ein Muskel III1 inaktiv, wenn zusätzlich zu einer progressiven Streifenmusterbewegung vor dem kontralateralen Auge eine progressive Streifenmusterbewegung auch vor dem ipsilateralen Auge geboten wird. In der Regel ist unter den gegebenen experimentellen Bedingungen in dieser Reizsituation einer der beiden Steuermuskeln III1 aktiv, gelegentlich tritt sogar simultan Spikeaktivität in beiden Muskeln III1 auf (vgl. Kap. 4.1.2. und Kap. 4.1.7.). In den Abb. 15 Aa und Cb ist die Spikerate im Bereich der Laufrichtungswinkel 180^{o} bis 360^{o} in der komplexen visuellen Reizsituation (durchgezogene Kurve) zwar deutlich erniedrigt im Vergleich zur Spikerate bei progressiver Streifemusterbewegung nur vor dem kontralateralen Auge (grob gestrichelte Gerade). Die Ipsi-Prog-Hemmung-III1 ist also auch hier wirksam. Die Muskeln III1 sind hier jedoch noch deutlich aktiv. Der Verlauf der Kurven zeigt, daß die Spikerate deutlich von der Richtung der Streifenmusterbewegung abhängig ist, die vor dem ipsilateralen Auge geboten wird. Dieser erregende Einfluß kann nicht von der Musterbewegung vor dem kontralateralen Auge herrühren, denn die Bewegungsrichtung dieses Streifenmusters wird in dieser komplexen visuellen Reizsituation nicht verändert. Eine erregende Wirkung von progressiver Streifenmusterbewegung auch auf den ipsilateralen Steuermuskel III1 wurde bereits in Kap. 4.1.3. beschrieben. Dieser Einfluß wurde als "Progressiv-Zusatz-Erregung" bezeichnet (vgl. Kap. 4.1.4.). Es wird angenommen, daß der Kurvenverlauf im Bereich der Laufrichtungswinkel 180^{o} bis 360^{o} in der komplexen visuellen Reizsituation (durchgezogene Kurve in Abb. 15 Aa, Cb) darauf zurückzuführen ist, daß sich hier drei verschiedene Einflüsse auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 überlagern: Die Kontra-Prog-Erregung-III1, die Ipsi-Prog-Hemmung-III1 und die Progressiv-Zusatz-Erregung, die auch bei Streifenmusterbewegungen vor dem ipsilateralen Auge wirksam sein kann.

Bisher wurde nur die Reaktion des Steuermuskels III1 auf der Seite betrachtet, auf der in der komplexen visuellen Reizsituation das Streifenmuster in verschiedene Richtungen bewegt wurde. Wenn die dabei erhobenen Befunde allgemeine Gültigkeit haben, so muß der beobachtete hemmende Einfluß von progressiver Streifenmusterbewegung auf die Spikeaktivität des ipsilateralen Muskels III1 (Ipsi-Prog-Hemmung-III1) sich auch in den Reaktionen des Muskels III1 auf der Gegenseite nachweisen lassen, denn auf dieser Seite wird in der komplexen visuellen Reizsituation das Streifenmuster ständig in progressiver Richtung bewegt.

Bei progressiver Streifenmusterbewegung nur vor dem ipsilateralen Auge tritt keine bzw. eine nur sehr geringe Spikeaktivität im Steuermuskel III1 auf (Abb. 15 Ab, bzw. grob gestrichelte Geraden in Abb. 15 Ba, Ca). In dieser Reizsituation werden Wendungen zur ipsilateralen Seite induziert, bei denen die ipsilateralen Steuermuskeln III1 nicht aktiv sind. Bei Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen nur vor dem kontralateralen Auge ist eine hohe Spikeaktivität im Bereich der Laufrichtungswinkel 180^{o} bis 360^{o} zu beobachten (fein gestrichelte Kurve), die durch die Kontra-Prog-Erregung-III1 und durch die Progressiv-Zusatz-Erregung hervorgerufen wird (vgl. Kap. 4.1.4.). Wird gleichzeitig mit den Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor dem kontralateralen Auge die progressive Streifenmusterbewegung vor dem ipsilateralen Auge geboten, so wird die Spikeaktivität im Vergleich zur Aktivität bei Reizung nur des kontralateralen Auges deutlich vermindert (durchgezogene Kurven). Die Wirkung der Ipsi-Prog-Hemmung-III1 ist - wie zu fordern war - in dieser Reizsituation nachweisbar.

Trotz des Einflusses der Ipsi-Prog-Hemmung-III1 bleibt in der komplexen visuellen Reizsituation eine Rest-Spikeaktivität erhalten. In einigen Experimenten ist auffällig, daß diese verbleibende Spikeaktivität im Steuermuskel III1 in stärkerem Maße bevorzugt bei Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben vor dem kontralateralen Auge auftritt als die Spikeaktivität bei Reizung nur des kontralateralen Auges (vgl. durchgezogene Kurven und fein gestrichelte Kurven in Abb. 15 Ab, Ba).

Diese Verlagerung des Erregungsschwerpunktes kommt möglicherweise folgendermaßen zustande: Bei Streifenmusterbewegungen im Bereich der Laufrichtungswinkel 180^{o} bis 360^{o} vor dem kontralateralen Auge wirken zwei verschiedene erregende Einflüsse auf die Spikeaktivität eines Steuermuskels III1 ein: die Kontra-Prog-Erregung-III1 sowie die Progressiv-Zusatz-Erregung, die bei Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben besonders wirksam ist (vgl Kap. 4.1.4.). Wenn durch die Ipsi-Prog-Hemmung-III1 die Wirkung der Progressiv-Zusatz-Erregung in einem geringeren Maße kompensiert wird als die Wirkung der Kontra-Prog-Erregung-III1, so kann die beobachtete Abhängigkeit der Rest-Spikeaktivität von der Bewegungsrichtung des Streifenmusters resultieren. Auch die Ergebnisse von Experimenten in einer anderen Reizsituation zeigen, daß die Progressiv-Zusatz-Erregung sehr viel schwächer durch Hemmwirkungen beeinflußt wird als die Kontra-Prog-Erregung-III1 (s.u.).

Bei progressiver Streifenmusterbewegung vor beiden Komplexaugen überlagern sich also vier verschiedene Wirkungen auf die Spikeaktivität jedes Steuermuskels III1: Die Ipsi-Prog-Hemmung-III1, die Kontra-Prog-Erregung-III1, die Progressiv-Zusatz-Erregung vom kontralateralen Auge und die Progressiv-Zusatz-Erregung vom ipsilateralen Auge. Dies ist wahrscheinlich einer der Gründe dafür, daß gerade die Reaktionen auf progressive Musterbewegungen vor beiden Augen besonders variabel sind (siehe Kap. 4.1.2.). Je nach der relativen Stärke der erregenden und hemmenden Wirkungen kann der rechte oder der linke Steuermuskel III1 oder auch simultan beide Muskeln III1 aktiv sein. Zusätzliche Faktoren wie eine interne neurale Asymmetrie oder eine Abhängigkeit der Spikeaktivität von der Vorgeschichte der visuellen Reizung könnten die Variabilität weiter erhöhen.

In den folgenden Experimenten wird das Streifenmuster vor dem ipsilateralen Auge in regressiver Richtung bewegt, während gleichzeitig das Streifenmuster vor dem kontralateralen Auge in verschiedene Richtungen bewegt wird. Dann werden die hemmenden Wirkungen der kontralateral gebotenen Bewegungsreize vor dem "Erregungshintergrund" deutlich, der durch die regressive Streifenmusterbewegung vor dem ipsilateralen Auge erzeugt wird (Abb. 16).

Durch regressive Streifenmusterbewegung nur vor einem Auge wird unabhängig von der Orientierung des nicht bewegten Streifenmusters vor dem anderen Auge im ipsilateralen Steuermuskel III1 Spikeaktivität induziert (grob gestrichelte Geraden in Abb. 16 Ab,Ba, Ca). Die Stärke dieser Spikeaktivität ist von Tier zu Tier sehr variabel, wie es für die Antwort auf regressive Streifenmusterbewegung typisch ist.

Die Kontralateral-Regressiv-Hemmung-III1

Werden gleichzeitig mit einer regressiven Streifenmusterbewegung vor dem ipsilateralen Auge Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor dem kontralateralen Auge geboten, so ändert sich die Spikeaktivität des Steuermuskels III1 in Abhängigkeit vom Laufrichtungswinkel des Streifenmusters auf der kontralateralen Seite (durchgezogene Kurve in Abb. 16 Ab, Ba). Ein Vergleich mit der Spikeaktivität bei regressiver Streifenmusterbewegung nur vor dem ipsilateralen Auge (grob gestrichelte Geraden) zeigt: Wird das Streifenmuster vor dem kontralateralen Auge nach vorne bzw. nach vorne-unten bewegt ($\sphericalangle R = 90^{o}$ bis 180^{o} in Abb. 16 Ab bzw. $\sphericalangle L = 60^{o}$ bis 180^{o} in Abb. 16 Ba), so wird die Aktivität des Muskels III1 im Vergleich zur Aktivität bei regressiver Streifenmusterbewegung nur vor dem ipsilateralen Auge stark herabgesetzt.

Für diesen hemmenden Einfluß auf die Spikeaktivität eines Steuermuskels III1 soll im folgenden die Bezeichnung "Kontralateral-Regressiv-Hemmung-III1" (Kontra-Reg-Hemmung-III1) verwendet werden. Diese Bezeichnung soll zusammenfassen, daß die hemmende Wirkung durch Streifenmusterbewegung vor dem kontralateralen Auge bzw. auf die Aktivität des kontralateralen Muskels III1 ausgeübt wird. Die hemmende Wirkung tritt in Erscheinung bei Streifenmusterbewegungen nach vorne oder nach vorne-unten. Die Bezeichnung soll nicht ausdrücken, daß die hemmende Wirkung bei Bewegungen in horizontaler Richtung nach vorne (regressiv) maximal ist.

In Experimenten, in denen die Reaktionen auf regressive Musterbewegung vor nur einem Auge sehr schwach ist, kann auch die Kontra-Reg-Hemmung-III1 nicht oder nur schwach in Erscheinung treten (Abb. 16 Ca).

Daher ist dieser hemmende Einfluß auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln in dieser Reizsituation nur bei 3 von 9 Versuchstieren sichtbar. Die Existenz der Kontra-Reg-Hemmung-III1 wird jedoch durch die im folgenden dargestellten Ergebnisse bestätigt.

Weitere Evidenz für die Ipsi-Reg-Hemmung-III1 und die Kontra-Reg-Hemmung-III1

Wenn die bisher erhobenen Befunde allgemeine Gültigkeit haben, so muß sich auch die hemmende Wirkung der Bewegung eines Streifenmusters nachweisen lassen, das in der komplexen visuellen Reizsituation ständig nur in horizontaler Richtung nach vorne, d.h. regressiv bewegt wird. Durch diese Streifenmusterbewegung sollte sowohl die Spikeaktivität des ipsilateralen Steuermuskels III1 (Ipsi-Reg-Hemmung-III1) als auch die des kontralateralen Muskels III1 (Kontra-Reg-Hemmung-III1) vermindert werden. Allerdings kann hier nicht sichtbar werden, daß diese hemmenden Einflüsse von der Bewegungsrichtung des Streifenmusters abhängen.

Bei Streifenmusterbewegung in verschiedene Richtungen nur vor dem kontralateralen Auge wird eine hohe Spikeaktivität im Bereich der Laufrichtungswinkel 180^{o} bis 360^{o} registriert (fein gestrichelte Kurven in Abb. 16 Ab, Ba, Ca), die durch die Kontra-Prog-Erregung-III1 und die Progressiv-Zusatz-Erregung hervorgerufen wird (vgl. Kap. 4.1.4.). Wird gleichzeitig mit den Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor dem kontralateralen Auge die regressive Streifenmusterbewegung vor dem ipsilateralen Auge geboten, so wird die Spikeaktivität im Vergleich zur Aktivität bei Reizung nur des kontralateralen Auges deutlich vermindert (durchgezogene Kurven). Diese Verminderung konnte vorausgesagt werden, da in der komplexen visuellen Reizsituation die Ipsi-Reg-Hemmung-III1 wirksam werden mußte.

Wie schon bei der Auswirkung der Ipsi-Prog-Hemmung-III1 fällt auch hier auf, daß die in der komplexen visuellen Reizsituation noch verbleibende Spikeaktivität in einigen Experimenten sehr viel deutlicher bei Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben vor dem kontralateralen

Auge auftritt als die Aktivität bei Reizung nur des kontralateralen Auges. Es erscheint so, als ändere sich die Stärke der Hemmwirkung in Abhängigkeit vom Laufrichtungswinkel, der auf der kontralateralen Seite eingestellt wird. Dieses Phänomen kann durch die Annahme gedeutet werden, daß die Ipsi-Reg-Hemmung-III1 den Einfluß der Kontra-Prog-Erregung-III1 in stärkerem Maße kompensiert als den Einfluß der Progressiv-Zusatz-Erregung, die bei Streifenmusterbewegungen vor dem kontralateralen Auge ebenfalls wirksam ist (vgl. Kap. 4.1.4.).

Bei regressiver Musterbewegung nur vor dem kontralateralen Auge tritt keine oder eine sehr geringe Spikeaktivität im kontralateralen Steuermuskel III1 auf (Abb. 16 Aa, Bb bzw. grob gestrichelte Gerade in Abb. 16 Cb). In dieser Reizsituation wird eine intendierte Wendung induziert, bei der der betrachtete Steuermuskel III1 nicht aktiv ist. Bei Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen nur vor dem ipsilateralen Auge wird, wie schon in Kap. 4.1.4. aufgezeigt, Spikeaktivität im Bereich der Laufrichtungswinkel 0^{o} bis 180^{o} beobachtet (fein gestrichelte Kurven). Wird gleichzeitig mit den Streifenmusterbewegungen vor dem ipsilateralen Auge die regressive Streifenmusterbewegung vor dem kontralateralen Auge geboten, so wird die Spikeaktivität im Vergleich zur Aktivität bei Reizung nur des kontralateralen Auges deutlich vermindert (durchgezogene Kurven). Es wirkt - wie erwartet - die Kontra-Reg-Hemmung-III1.

Die Spikeaktivität der Steuermuskeln I1 und das Drehmoment um die Hochachse

Ein Vergleich der Spikeaktivitäten des Steuermuskels III1 L von Musca (Abb. 15 Ab, Bb und Abb. 16 Ab, Bb) mit den Aktivitäten des Steuermuskels I1 R (Abb. 15 Ac, Bc und Abb. 16 Ac, Bc) zeigt eindeutig, daß auch in den komplexen visuellen Reizsituationen die Spikeaktivitäten der beiden Muskeln in gleicher Weise von den gebotenen Bewegungsreizen abhängen. Auf einen Steuermuskel I1 wirken offensichtlich die gleichen hemmenden Einflüsse wie auf den Muskel III1 der Gegenseite. Allerdings sind die bisher für diese Einflüsse verwendeten Bezeichnungen nicht anwendbar, wenn sie die Wirkung auf die Muskeln I1 kennzeichnen sollen. Ebenso wie in den Bezeichnungen für

die erregenden Einflüsse muß jeweils "kontralateral" durch "ipsilateral" bzw. "ipsilateral" durch "kontralateral" ersetzt werden. Der Ipsi-Reg-Hemmung-III1 entspricht also die Kontra-Reg-Hemmung-I1, der Kontra-Reg-Hemmung-III1 die Ipsi-Reg-Hemmung-I1 und so weiter.

Zwar wirken auf die Spikeaktivität des Muskels I1 R die gleichen Einflüsse wie auf die Aktivität des Muskels III1 L, jedoch kann das Ausmaß der Hemmwirkung durchaus unterschiedlich sein. Ein Vergleich der Abb. 15 Bb und Bc zeigt, daß die Kontra-Reg-Hemmung-I1 die Aktivität des Muskels I1 R sehr viel stärker vermindert als die entsprechende Ipsi-Reg-Hemmung-III1 die Aktivität des Muskels III1 L herabsetzt. Auch in der zweiten komplexen visuellen Reizsituation, in der dieser hemmende Einfluß nachweisbar ist, wird die Spikeaktivität des Muskels I1 deutlich stärker vermindert als die Aktivität des Muskels III1 der Gegenseite (siehe Abb. 16 Ab und Ac). Interessanterweise ist die Reaktion des Muskels I1 R auch auf regressive Streifenmusterbewegung nur vor einem Auge deutlich schwächer als die Reaktion des Muskels III1 L (vgl. Abb. 15 Bb und Bc, fein gestrichelte Geraden). Dies kann als ein weiterer Hinweis darauf gewertet werden, daß die Ipsi-Reg-Hemmung-III1 bzw. die Kontra-Reg-Hemmung-I1 einer der Faktoren ist, der über die Spikeaktivität bei Streifenmusterbewegungen vor nur einem Auge in die Richtungen 0^{o} bis 180^{o} mitbestimmt.

Die Kurven, die die Abhängigkeit des Drehmoments um die Hochachse von den eingestellten Laufrichtungswinkeln in den komplexen visuellen Reizsituationen wiedergeben, zeigen grundsätzlich den Verlauf, der nach den Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 und I1 zu erwarten ist. Vermutlich werden also die Spikeaktivitäten aller Steuermuskeln, die entscheidend an der Erzeugung des Drehmoments beteiligt sind, in gleicher oder ähnlicher Weise durch die Streifenmusterbewegungen erregend oder hemmend beeinflußt wie die untersuchten Steuermuskeln. Allerdings läßt sich allein aus dem Verlauf der Drehmoment-Kurven nicht auf die zugrundeliegenden erregenden und hemmenden Wirkungen von Musterbewegungen schließen. Wenn Sättigungserscheinungen im motorischen System auftreten wie bei Versuchstier 8 (Musca, vgl.

Kap. 4.1.3. und 4.1.4.), sind Hemmwirkungen im Drehmoment sehr viel schwächer sichtbar als in den Spikeraten. In den Reizsituationen, in denen entweder der rechte oder auch der linke Steuermuskel aktiv ist oder in denen beide Steuermuskeln simultan aktiv sein können, geben die Drehmoment-Kurven keinen Aufschluß über die Wirkungen von Musterbewegungen. Die Drehmoment-Meßwerte sind vielfach erst dann richtig zu deuten, wenn die Reaktionen der Steuermuskeln bekannt sind.

4.1.6. Reaktionen auf Kleinfeld-Bewegungsreize

In Experimenten mit vier Versuchstieren sollte geprüft werden, ob die Stärke der erregenden und hemmenden Einflüsse, die bei Streifenmusterbewegungen auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 wirken, von der Position abhängt, an der ein Bewegungsreiz im Gesichtsfeld der Fliege geboten wird. Dazu wurde einer der beiden bisher verwendeten Projektorschirme teilweise abgedeckt (siehe Kap. 3.4.). Der nicht abgedeckte, reizwirksame Teilbereich des Projektorschirms befand sich in den Experimenten mit einem Versuchstier im vorderen oder im hinteren Teil des Projektorschirmes. Bei Experimenten mit drei Versuchstieren wurde der Kleinfeld-Bewegungsreiz im oberen oder unteren Teil des Projektorschirmes geboten. Zur Untersuchung der erregenden Einflüsse wurden bei allen Versuchstieren die Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen in den kleinen Teilbereichen des Projektorschirmes registriert. Zur Untersuchung der hemmenden Einflüsse wurden Experimente in einer komplexen visuellen Reizsituation durchgeführt, in der vor einem Komplexauge progressive Streifenmusterbewegung auf dem gesamten Projektorschirm geboten wurde. Gleichzeitig wurde das andere Auge durch Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen in den Teilbereichen des Projektorschirmes gereizt.

Alle vier Versuchstiere beantworteten Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen in Teilbereichen des Projektorschirmes sehr schwach, wenn nur das ipsilaterale Auge gereizt wurde. Daher geben die Experimente keinen Aufschluß darüber, ob die Stärke der Ipsi-Reg-Erregung-III1 davon abhängt, an welcher Position der Bewegungsreiz

geboten wird.

Die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 bei Streifenmusterbewegungen in Teilbereichen des Projektorschirmes vor dem kontralateralen Auge ist bei drei von vier Versuchstieren im Bereich der Laufrichtungswinkel 210^{o} bis 360^{o} deutlich abhängig von der Position des Bewegungsreizes: Die Kontra-Prog-Erregung-III1 (+ Progressiv-Zusatz-Erregung) ist positionsabhängig (siehe Tabelle auf der folgenden Seite; Tiere 31, 33, 34). Die Antwort auf progressive Streifenmusterbewegung ist nicht nur abhängig von der Position des Bewegungsreizes in der horizontalen Ebene, wie die Reaktionen von Tier 31 und die Drehmomentmessungen von WEHRHAHN und HAUSEN (1980) zeigen. Auch Änderungen der Position des Bewegungsreizes in vertikaler Richtung können zu unterschiedlichen Antworten führen (Tier 33 und Tier 34).

Bei progressiver Streifenmusterbewegung auf dem gesamten Projektorschirm vor dem kontralateralen Auge und gleichzeitiger Streifenmusterbewegung in verschiedene Richtungen nur in Teilbereichen des Projektorschirmes vor dem ipsilateralen Auge zeigt sich: Die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 ist in dieser komplexen visuellen Reizsituation bei drei der vier Versuchstiere deutlich abhängig von der Position, an der vor dem ipsilateralen Auge das Streifenmuster in verschiedene Richtungen bewegt wird (Tier 31, 32, 33).

Ein Maß für die Stärke der Ipsi-Reg-Hemmung-III1 ist die Differenz zwischen der Spikeaktivität in der komplexen visuellen Reizsituation und der Spikeaktivität bei progressiver Streifenmusterbewegung nur vor dem kontralateralen Auge. Da in die statistischen Auswertungen hier zusätzlich die Variabilität der Spikeraten bei Streifenmusterbewegung nur vor dem kontralateralen Auge eingeht, läßt sich nur bei einem Versuchstier nachweisen, daß die Stärke der Ipsi-Reg-Hemmung-III1 von der Position des Teilbereiches abhängig ist, an der Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor dem ipsilateralen Auge geboten werden (Tier 32).

Tabelle

A	B	C	D	E
Tier 31 (Calliphora)				
Kontra-Prog-Erregung-III1 (+ Prog-Zusatz-Erregung)	210^{o}-360^{o}	vorne > hinten		0,01
III1-Spikerate in komplexer visueller Reizsituation	30^{o}-150^{o}	hinten > vorne		0,001
Ipsi-Reg-Hemmung-III1	30^{o}-150^{o}	kein signifikanter Unterschied		
Tier 32 (Calliphora)				
Kontra-Prog-Erregung-III1 (+ Prog-Zusatz-Erregung)	210^{o}-360^{o}	kein signifikanter Unterschied		
III1-Spikerate in komplexer visueller Reizsituation	30^{o}-150^{o}	unten > oben		0,001
Ipsi-Reg-Hemmung-III1	30^{o}-150^{o}	oben > unten		0,001
Tier 33 (Calliphora)				
Kontra-Reg-Erregung-III1 (+ Prog-Zusatz-Erregung)	$21o^{o}$-360^{o}	unten > oben		0,04
III1-Spikerate in komplexer visueller Reizsituation	30^{o}-150^{o}	oben > unten		0,01
Ipsi-Reg-Hemmung-III1	30^{o}-150^{o}	kein signifikanter Unterschied		
Tier 34 (Calliphora)				
Kontra-Prog-Erregung-III1 (+ Prog-Zusatz-Erregung)	210^{o}-360^{o}	unten > oben		0,005
Spikeaktivität in komplexer visueller Reizsituation	30^{o}-150^{o}	kein signifikanter Unterschied		
Ipsi-Reg-Hemmung-III1	30^{o}-150^{o}	kein signifikanter Unterschied		

Der Parameter A (Spalte 1) ist im Bereich der Laufrichtungswinkel B (Spalte 2) bei Reizung im Teilbereich C des Projektorschirmes (Spalte 3) größer als bei Reizung im Teilbereich D (Spalte 4). Der Unterschied ist mit $2\alpha < E$ (Spalte 5) signifikant (Rangsummentest für gepaarte Stichproben nach WILCOXON, siehe Kap. 3.6.).

Für die hier dargestellten Experimente konnte die Position des reizwirksamen Teilbereichs des Projektorschirmes nur sehr geringfügig verändert werden: Die Mittelpunkte der Reizareale im oberen/unteren bzw. vorderen/hinteren Teil des Projektorschirmes waren vom Ort des Versuchstieres aus gesehen nur 27^{o} voneinander entfernt. Die Reizareale mit einem Durchmesser von 39^{o} überschnitten sich also zu einem Teil. Außerdem konnten die Versuchstiere nicht genügend genau in der Reizapparatur ausgerichtet werden. Daher konnten die Streifenmusterbewegungen nicht gezielt in den Bereichen des Gesichtsfeldes geboten werden, in denen nach den Untersuchungen von REICHARDT (1973) und GEIGER und POGGIO (1975) die Positionsabhängigkeit der Drehmoment-Reaktionen besonders ausgeprägt ist (siehe Diskussion). Trotz dieser ungünstigen experimentellen Bedingungen läßt sich in einigen Fällen nachweisen, daß die Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen abhängig von der Position sind, an der der Bewegungsreiz geboten wird. Es erscheint daher gerechtfertigt, davon auszugehen, daß die daraufhin untersuchten erregenden und hemmenden Einflüsse auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln eine Positionsabhängigkeit aufweisen.

4.1.7. Simultane Spikeaktivitäten der beiden Steuermuskeln III1

Simultanaktivität nach Ende einer progressiven Streifenmusterbewegung

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß die beiden Steuermuskeln III1, die in der Regel alternativ aktiv sind, gelegentlich auch simultan aktiv sein können (SPÜLER 1975; SPÜLER und HEIDE 1978, siehe auch Kap. 4.1.2.). Die Abb. 17 zeigt ein typisches Beispiel für das Auftreten von simultaner Spikeaktivität der beiden Steuermuskeln III1 (vgl. auch Abb. 7 F vom gleichen Versuchstier 27): Nach Ende der progressiven Streifenmusterbewegung vor dem linken Auge und vor beiden Augen (6. und 7. Teilperiode des Standardreizprogramms) ist sowohl der Muskel III1 R als auch der Muskel III1 L aktiv. Die Antwortkurven in Abb. 17 wurden über 8 Durchläufe des Standardreizprogramms gemittelt. Aus den Zeilen A und B geht also nicht hervor, ob die beiden Steuermuskeln simultan erregt werden oder ob in einzelnen Durchläufen entweder nur der Muskel III1 R oder nur der Muskel III1 L erregt ist. Daher wird in Zeile C zusätzlich angegeben, welcher Anteil

der Spikeaktivität des Muskels III1 L gleichzeitig mit Spikeaktivität des Muskels III1 R auftritt (Methode: siehe Kap. 3.6.).

Die Abb. 17 zeigt: Durch progressive Streifenmusterbewegung vor dem linken Auge oder vor beiden Augen wird der Steuermuskel III1 R stark erregt. Nach Ende der Musterbewegung klingt die Spikeaktivität langsam ab, wie es bei sehr stark reagierenden Versuchstieren häufig zu beobachten ist (SPÜLER 1975). Unmittelbar nach Ende der Streifenmusterbewegung setzt schlagartig die Spikeaktivität des Muskels III1 L ein. Ähnlich wie die Aktivität des Muskels III1 R nimmt auch die Aktivität des Muskels III1 L während der Laufpause nach Ende der Streifenmusterbewegung ab. Dieser Verlauf der Kurven für die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 R und III1 L und für die simultane Spikeaktivität legt folgende Deutung nahe: Durch progressive Streifenmusterbewegung vor dem linken Auge wird auf die Aktivität beider Steuermuskeln III1 ein erregender Einfluß ausgeübt. Der erregende Einfluß auf die Aktivität des Steuermuskels III1 L wird jedoch während der Bewegung des Streifenmusters durch einen zusätzlich wirksamen, hemmenden Einfluß kompensiert. Mit dem Ende der Streifenmusterbewegung endet auch der hemmende Einfluß, während der erregende Einfluß noch über das Ende der Streifenmusterbewegung hinaus nachwirkt, so daß der Muskel III1 L simultan zur Aktivität des Muskels III1 R aktiv wird. Während der Laufpause nach Ende der Musterbewegung nimmt die Nachwirkung des erregenden Einflusses und damit die Aktivität der beiden Steuermuskeln III1 allmählich ab.

Die oben dargestellten Versuchsergebnisse unterstützen Schlußfolgerungen aus den Ergebnissen ganz andersartiger Experimente: 1. Durch progressive Streifenmusterbewegung vor dem ipsilateralen Auge wird eine hemmende Wirkung auf die Spikeaktivität eines Steuermuskels III1 ausgeübt. Dieser hemmende Einfluß wurde als Ipsi-Prog-Hemmung-III1 bezeichnet (Kap. 4.1.5.). 2. Durch progressive Streifenmusterbewegung wird auch eine erregende Wirkung auf die Spikeaktivität des ipsilateralen Steuermuskels III1 ausgeübt. Ein solcher zusätzlicher, erregender Einfluß auf die Spikeaktivität des kontralateralen Steuermuskels wurde als Progressiv-Zusatz-Erregung bezeichnet (Kap. 4.1.4.).

Die Reaktionen in der einfachen visuellen Reizsituation IV deuteten darauf hin, daß durch Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben auch die Spikeaktivität des ipsilateralen Steuermuskels erhöht werden kann (Kap. 4.1.3.). Es kann vermutet werden, daß diese Reaktionen und die Spikeaktivität nach Ende der progressiven Musterbewegung vor dem ipsilateralen Auge darauf zurückzuführen ist, daß die Progressiv-Zusatz-Erregung nicht nur die Aktivität des kontralateralen, sondern auch die des ipsilateralen Steuermuskels III1 mitbestimmt. Wenn dies zutrifft, so sollte die Spikeaktivität nach Ende des Bewegungsreizes am stärksten sein, nachdem das Streifenmuster nach hinten-oben bewegt wurde. Dies wird bei diesem Versuchstier tatsächlich beobachtet.

Simultanaktivität während einer progressiven Streifenmusterbewegung

Simultane Spikeaktivität der beiden Steuermuskeln III1 während einer Streifenmusterbewegung wurde nur bei wenigen Tieren und nur in einzelnen Durchläufen des Reizprogramms beobachtet (vgl Kap. 4.1.2.; Abb. 7 D, E). Bei einem Versuchstier jedoch trat dieser Typ von Simultanaktivität in 14 aufeinanderfolgenden Durchläufen des Standardreizprogramms auf: Während progressiver Streifenmusterbewegung nur vor dem linken Auge und vor beiden Augen sind die beiden Steuermuskeln III1 gleichzeitig aktiv (siehe Abb. 18 A, B und C; 6. und 7. Teilreizperiode des Reizprogramms). Besonders aufschlußreich ist dabei die Aktivität des Muskels III1 L bei Streifenmusterbewegung nach links vor dem linken Auge. Diese Reaktion beweist direkt die erregende Wirkung von progressiver Streifenmusterbewegung auf die Spikeaktivität des ipsilateralen Steuermuskels III1 (Progressiv-Zusatz-Erregung).

Die Erklärung für diese simultane Spikeaktivität geben die Experimente, die mit diesem Versuchstier in den komplexen visuellen Reizsituationen durchgeführt wurden. Die Ergebnisse zeigen, daß hier die Ipsi-Prog-Hemmung-III1 auf die Aktivität des Steuermuskels III1 nicht wirksam ist. So wird die Progressiv-Zusatz-Erregung, die bei progressiver Streifenmusterbewegung vor dem linken Auge auch auf den ipsilateralen Steuermuskel III1 L wirkt, nicht durch eine gleichzeitig wirkende Hemmung kompensiert. Die Gründe für den Ausfall der Ipsi-Prog-

Hemmung III1 sind nicht bekannt. Auch in anderen Reizsituationen verhielt sich dieses Versuchstier atypisch. So führte es in der 2. und 5. Teilreizperiode des Standardreizprogramms wiederholt Wendereaktionen gegen die Bewegungsrichtung des Streifenmusters aus (siehe Abb. 18). Trotz dieser Einschränkungen gibt das Auftreten von Simultanerregungen der beiden Steuermuskeln III1 wichtige Hinweise: Die Wirkung der Progressiv-Zusatz-Erregung und der Ipsi-Prog-Hemmung-III1 wird unter ganz anderen experimentellen Bedingungen demonstriert als in den Experimenten, in denen diese Einflüsse zuerst beobachtet wurden. Weiterhin zeigt sich, daß ein Teil der in Kap. 4.1.2. beschriebenen Variabilität der Reaktion im Standardreizprogramm möglicherweise auf der Variabilität der erregenden und hemmenden Wirkungen von Streifenmusterbewegungen beruht (siehe Diskussion).

4.2. Flügelschlagfrequenz und Vortrieb

In allen Experimenten wurde die Flügelschlagfrequenz der Versuchstiere aufgezeichnet (zur Methode siehe Kap. 3.5.). Bei 8 Stubenfliegen und 22 Schmeißfliegen, die in der Vortrieb/Drehmoment-Meßapparatur flogen, wurden gleichzeitig auch die Änderungen des Vortriebs registriert.

4.2.1. Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen in horizontaler Richtung

In der Abb. 8 geben die Zeilen D und E als ein typisches Beispiel wieder, wie das sehr gut fliegende Tier 29 auf die Bewegungsreize im Standardreizprogramm mit deutlichen Änderungen von Vortrieb und Flügelschlagfrequenz reagiert. Sowohl der Vortrieb als auch die Flügelschlagfrquenz nehmen bei progressiver Streifenmusterbewegung nur vor einem Auge oder vor beiden Augen stark zu (3., 5. und 7. Teilreizperiode des Standardreizprogramms). Progressive Streifenmusterbewegung übt einen erregenden Einfluß auf den Teil des neuromotorischen Systems aus, der diese Flugparameter bestimmt. Nach den Befunden von GÖTZ (1968) wird auch bei Drosophila der Vortrieb durch progressive Streifenmusterbewegung erhöht, die Flügelschlagfrequenz ist jedoch nahezu unabhängig von der Bewegungsrichtung der Streifenmuster.

Interessanterweise tritt bei Streifenmusterbewegungen zu einer Seite vor beiden Augen keine deutliche Erhöhung von Vortrieb und Flügelschlagfrequenz auf, obwohl auch in dieser Reizsituation vor einem Auge eine progressive Streifenmusterbewegung geboten wird (Abb. 8, 1. und 2. Teilreizperiode des Standardreizprogramms). Daraus muß geschlossen werden, daß die regressive Streifenmusterbewegung vor dem anderen Auge den fördernden Einfluß kompensiert, den die progressive Bewegung auf Vortrieb und Flügelschlagfrequenz bewirkt. Auch bei diesen Flugparametern geben die Reaktion auf die Bewegungsreize im Standardreizprogramm schon Hinweise darauf, daß bei Streifenmusterbewegungen sowohl erregende als auch hemmende Einflüsse wirksam werden.

Die Abb. 18 von Tier 30 zeigt grundsätzlich die gleichen Reaktionen wie die Abb. 8. Die Änderungen von Vortrieb und Flügelschlagfrequenz, die bei Versuchstier 27 (Abb. 17) registriert wurden, sind nicht typisch. Dieses Tier flog sehr unruhig und zeigte einen sehr starken "spontanen Aktivitätswechsel" der Steuermuskeln III1 (siehe Abb. 7 F, Kap. 4.1.2.).

Ein Vergleich der Antwortkurven des Vortriebs und der Flügelschlagfrequenz zeigt, daß diese beiden Flugparameter in ähnlicher Weise von den Bewegungsreizen abhängen. Dies deutet darauf hin, daß die Flügelschlagfrequenz maßgeblich Einfluß auf den Vortrieb hat. In dieser Hinsicht unterscheidet sich Calliphora deutlich von Drosophila, deren Flügelschlagfrequenz nach den Untersuchungen von GÖTZ (1968) nur geringfügig durch Streifenmusterbewegungen beeinflußt wird.

Die Kurven, die die Änderungen von Vortrieb und Flügelschlagfrequenz wiedergeben, verlaufen nur sehr selten vollständig parallel. In der Regel treten deutliche Unterschiede im Zeitgang der Reaktionen auf (siehe besonders Abb. 18). Dies läßt darauf schließen, daß neben der Flügelschlagfrequenz noch andere Faktoren den Vortrieb bestimmen. Von besonderer Bedeutung sind vermutlich gleichsinnige Änderungen der Schlagamplitude beider schwingenden Flügel. Solche Amplitudenzunahmen sind mit Spikeaktivitäten der Steuermuskeln b2 korreliert

(HEIDE 1971 b) aber auch mit Erhöhungen der Flügelschlagfrequenz. Nach den Untersuchungen von GÖTZ (1968) sind Änderungen der Flügelschlagamplituden bei Drosophila hauptverantwortlich für Änderungen des Betrages der Luftkraftresultierenden. Als weitere mögliche Faktoren für die Änderung des Vortriebs können bei Musca und Calliphora die Flügelschlagebene, der Flügelanstellwinkel oder die Körperhaltung eine Rolle spielen. Änderungen der Körperhaltung in Abhängigkeit von visuellen Bewegungsreizen wurde bei Drosophila nachgewiesen (GÖTZ et al. 1979). Aus funktionsmorphologischen Untersuchungen sind eine Reihe direkter Steuermuskeln bekannt, die in der Lage sind, die Flügelschlagfrequenz, die Flügelschlagamplitude oder den Anstellwinkel zu verändern (HEIDE 1971 a; WISSER 1978). Es konnte jedoch bisher bei keinem Steuermuskel gezeigt werden, daß er an der Erzeugung von Vortrieb beteiligt ist.

Ein Vergleich der Kurven, die die Änderungen des Vortriebs wiedergeben, mit den Drehmoment-Kurven zeigt unmittelbar, daß die Größe dieser beiden Flugparameter unabhängig voneinander variiert werden können. Das für Drosophila und Musca formulierte "principle of independent torque and thrust control" (GÖTZ 1968) gilt auch bei Calliphora.

Das verwendete Reizprogramm wurde in erster Linie für die Untersuchung der Spikeaktivitäten und des Drehmoments um die Hochachse konzipiert. Zur Untersuchung der Frage, in welcher Weise Vortrieb und Flügelschlagfrequenz in den verschiedenen visuellen Reizsituationen von der Bewegungsrichtung der Streifenmuster abhängen, war das Reizprogramm nicht optimal geeignet. In der jedem Bewegungsreiz folgenden Laufpause von 2 Sekunden Dauer kann die Zunahme von Vortrieb und Flügelschlagfrequenz, die durch die vorhergehende Streifenmusterbewegung induziert wurde, häufig nicht vollständig wieder abklingen (siehe besonders Abb. 18 E , Vortrieb). Dann sind die Reaktionen auf die folgende Streifenmusterbewegung durch die überdauernde Wirkung des vorhergehenden Bewegungsreizes stark verfälscht. Bei Versuchstieren, bei denen dieser Effekt stark in Erscheinung tritt, sind verläßliche Auswertungen der Messungen von Vortrieb und Flügelschlagfrequenz nicht möglich. - Bei Versuchstieren, die gut reagieren und mit starken Änderungen der

Flügelschlagfrequenz fliegen, weisen die Registrierungen der Vortriebsänderungen gelegentlich kurzzeitige, negative Impulse auf (siehe z.B. Abb. 7 A, 3. Teilreizperiode des Standardreizprogramms). Direkte Beobachtungen zeigen, daß diese kurzzeitigen scheinbaren Verringerungen des Vortriebs sehr wahrscheinlich durch heftige Beinbewegungen oder schnelle Änderungen der Haltung des Abdomens zustande kommen. Da schon ein einziger dieser Impulse den mittleren Vortrieb während eines nur 2 Sekunden dauernden Bewegungsreizes sehr stark verfälscht, konnten in einigen Experimenten die Vortriebsmessungen nicht ausgewertet werden. - Aufgrund der nur bedingten Tauglichkeit des Reizprogramms für diese Untersuchungen liegen eindeutige Befunde über die Änderungen des Vortriebs und der Flügelschlagfrequenz nur aus einigen Reizsituationen vor.

4.2.2. Reaktionen auf Musterbewegungen in verschiedene Richtungen nur vor einem Auge

Bei Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen nur vor einem Komplexauge ergibt sich in allen auswertbaren Experimenten ein einheitliches Bild: Sowohl der Vortrieb als auch die Flügelschlagfrequenz werden am stärksten erhöht durch Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben ($\sphericalangle L = 330^{o}$ in Abb. 19 Aa und Ab, fein gestrichelte Kurven). Das Maximum dieses fördernden Einflusses auf Vortrieb und Flügelschlagfrequenz liegt beim Laufrichtungswinkel 330^{o}, bei dem auch die Progressiv-Zusatz-Erregung am stärksten wirksam zu sein scheint. Die Untersuchungen von WEHRHAHN (1978 a) an Musca zeigen, daß bei Reizung im fronto-lateralen Augenbereich der Auftrieb am stärksten durch Streifenmusterbewegung nach hinten-oben erhöht wird. Bei Drosophila wird der Vortrieb besonders durch Musterbewegung nach oben heraufgesetzt (GÖTZ 1968; BUCHNER et al. 1978; GÖTZ und BUCHNER 1978).

4.2.3. Reaktionen auf komplexe visuelle Bewegungsreize

Die Zusatz-Hemmung

Über die hemmende Wirkung von Streifenmusterbewegungen auf Vortrieb und Flügelschlagfrequenz geben wieder die Experimente in den komplexen visuellen Reizsituationen Aufschluß. Die gestrichelten Geraden in Abb. 19 Aa und Ab geben die mittlere Flügelschlagfrequenz bzw. den mittleren Vortrieb relativ zur verwendeten Referenz (siehe S. 22) bei progressiver Streifenmusterbewegung vor nur einem Auge wieder. Werden zusätzlich zu diesem Bewegungsreiz Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor dem anderen Auge geboten, so ändert sich sowohl der Vortrieb als auch die Flügelschlagfrequenz (durchgezogene Kurven in Abb. 19 Aa und Ab) : Bei Streifenmusterbewegungen in Richtung 30^{o} bis 240^{o} wird der Vortrieb im Vergleich zum Mittelwert bei progressiver Streifenmusterbewegung vor nur einem Auge sehr deutlich herabgesetzt. Daraus wird geschlossen, daß Streifenmusterbewegungen nach unten und nach unten-vorne einen hemmenden Einfluß ausüben. Dieser hemmende Einfluß soll im folgenden als Zusatz-Hemmung bezeichnet werden. Durch diese Hemmung wird der erregende Einfluß teilweise aufgehoben, der bei Musterbewegungen nach hinten bzw. nach hinten-oben den Vortrieb erhöht. Die Hemmung muß jedoch keineswegs in der Weise wirken, daß durch regressive Streifenmusterbewegung der Vortrieb unter den Wert erniedrigt wird, der im Flug ohne Streifenmusterbewegung gemessen wird (siehe z.B. Abb. 8, 4. und 6. Teilreizperiode des Standardreizprogramms).

Auch die Flügelschlagfrequenz wird vermindert, wenn zusätzlich zu einer progressiven Streifenmusterbewegung vor einem Auge das Streifenmuster vor dem anderen Auge nach unten bewegt wird (Abb. 19 Aa, durchgezogene Kurven, $\measuredangle L = 180^{o}$). Der Bereich der Laufrichtungswinkel, in dem der hemmende Einfluß wirkt, erscheint hier kleiner als beim Vortrieb, da bei Streifenmusterbewegungen nach vorne-oben ein bisher nur bei diesem Versuchstier beobachteter fördernder Einfluß auf die Flügelschlagfrequenz auftritt. - Wird zusätzlich zu einer progressiven Streifenmusterbewegung vor einem Auge Streifenmusterbewegung nach hinten-oben vor dem anderen Auge geboten, so werden Vortrieb und

Flügelschlagfrequenz erhöht (Abb. 19 Aa, Ab, durchgezogene Kurven, $\sphericalangle L = 330^{o}$). Der erregende Einfluß der Streifenmusterbewegung nach hinten-oben, der schon bei der Reizung nur eines Auges beobachtet wurde, ist hier wirksam (vgl. Abb. 19 Aa, Ab; fein gestrichelte Kurve).

Der hemmende Einfluß von regressiver Streifenmusterbewegung auf Vortrieb und Flügelschlagfrequenz muß auch in der zweiten komplexen visuellen Reizsituation in Erscheinung treten, denn in dieser Reizsituation wird das Streifenmuster vor einem Auge nur regressiv bewegt: Die fein gestrichelten Kurven in Abb. 19 Ba geben die Änderung von Flügelschlagfrequenz und Vortrieb bei Reizung nur eines Auges durch Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen wieder. Wird zusätzlich gleichzeitig eine regressive Streifenmusterbewegung vor dem anderen Auge geboten, so wird im Vergleich zu den Reaktionen bei Reizung nur eines Auges sowohl der Vortrieb als auch die Flügelschlagfrequenz vermindert (durchgezogene Kurven). Dabei bleibt die typische Abhängigkeit von der Bewegungsrichtung des Streifenmusters erhalten. - Der hemmende Einfluß regressiver Streifenmusterbewegung läßt sich auch in dieser komplexen visuellen Reizsituation nachweisen.

5. Diskussion

5.1. Eine Beschreibung des Flugsteuersystems

Für die Diskussion sollen zunächst die wichtigsten experimentellen Ergebnisse zusammengefaßt werden. Dazu sind in der Abb. 20 die verschiedenen Einflüsse, die bei Streifenmusterbewegung in verschiedene Richtungen auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 der beiden Thoraxseiten wirken, schematisch dargestellt. Auf die erregenden Wirkungen von Streifenmusterbewegungen konnte vor allem aus den Experimenten geschlossen werden, in denen die Versuchstiere durch Musterbewegungen vor nur einem Auge gereizt wurden (dunkel gerasterte Pfeile, durchgezogene Verbindungslinien zum Steuermuskel). Die hemmenden Wirkungen wurden vor allem in den komplexen visuellen Reizsituationen beobachtet (offene Pfeile, gestrichelte Verbindungslinien zum Steuermuskel). Die Richtungen der Pfeile geben nur sehr grob an, bei welcher Bewegungsrichtung die erregenden und hemmenden Einflüsse besonders stark wirksam sind, da sich die Vorzugsrichtungen auf Grund von Überlagerungen mehrerer Einflüsse in der Regel nicht genau bestimmen lassen (vgl. Kap. 4.1.5.).

Es ist zu betonen, daß die Abb. 20 zunächst nur eine Zusammenfassung der in den Versuchen ermittelten Zusammenhänge gibt und noch keine Aussagen über die neuralen Grundlagen macht. Es liegt aber nahe, anzunehmen, daß die erregenden und hemmenden Einflüsse auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln durch bewegungssensitive, richtungsspezifische Neurone der optischen Ganglien ausgeübt werden. Es gilt als sicher, daß solche Bewegungsdetektorneurone an der Steuerung optomotorischer Reaktionen beteiligt sind (Review: HAUSEN 1977). Damit kann das Schema in Abb. 20 als ein Modell der neuralen Verschaltungen im Flugsteuersystem der Fliegen gedeutet werden. Die Pfeile geben dann ungefähr die Richtung der Musterbewegungen an, bei der die beteiligten Bewegungsdetektorneurone am stärksten reagieren. Die durchgezogenen bzw. gestrichelten Verbindungslinien sind als erregend bzw. hemmend wirkende neurale Verschaltungen der Bewegungsdetektorneurone mit den Steuermuskeln zu deuten. Im Hinblick auf den Modellcharakter des

Schemas wurde versucht, die experimentellen Ergebnisse mit moglichst wenigen Pfeilen, d.h. mit der Annahme von möglichst wenigen Bewegungsdetektorneuronen zu erfassen. Die erregenden un hemmenden Einflusse, die bei Streifenmusterbewegungen auf die Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 wirken, lassen sich in drei Gruppen einteilen:

1. ein "Minimalsystem", bestehend aus Kontra-Prog-Erregung-III1, Ipsi-Reg-Erregung-III1, Kontra-Reg-Hemmung-III1 und Ipsi-Prog-Hemmung-III1
2. die Ipsi-Reg-Hemmung-III1
3. ein "Zusatz-System", bestehend aus Progressiv-Zusatz-Erregung und Zusatz-Hemmung.

5.1.1. Das Minimalsystem

Auf die vier Einflüsse des "Minimalsystems" muß schon aus den Ergebnissen der Experimente geschlossen werden, in denen die Versuchstiere nur durch Streifenmusterbewegungen in horizontaler Richtung vor einem oder vor beiden Komplexaugen gereizt werden (siehe Kap. 4.1.2., Standardreizprogramm). Die Muskeln III1 R und III1 L werden sowohl durch progressive Streifenmusterbewegung vor dem kontralateralen Auge (Kontra-Prog-Erregung-III1, Abb. 20, 3) als auch durch regressive Streifenmusterbewegung vor dem ipsilateralen Auge erregt (Ipsi-Reg-Erregung-III1, Abb. 20, 2). Werden gleichzeitig beide Augen durch regressive Streifenmusterbewegungen gereizt, so sind die beiden Muskeln III1 nicht oder nur sehr schwach aktiv. Die Ipsi-Reg-Erregung-III1 wird also durch eine hemmende Wirkung der regressiven Musterbewegung vor dem kontralateralen Auge kompensiert (Kontra-Reg-Hemmung-III1, Abb. 20, 4). Bei progressiven Streifenmusterbewegungen vor beiden Augen sind in der Regel nicht gleichzeitig die Steuermuskeln III1 beider Thoraxseiten aktiv. Zumindest bei einem der beiden Steuermuskeln wird also die Kontra-Prog-Erregung-III1 durch eine hemmende Wirkung der progressiven Streifenmusterbewegung vor dem ipsilateralen Auge kompensiert (Ipsi-Prog-Hemmung-III1, Abb. 20, 1). Auf Grund der zu fordernden Rechts-Links-Symmetrie der beiden Komplexaugen und des Flugsteuersystems muß auch die Ipsi-Prog-Hemmung-III1 auf beide Steuermuskeln III1 wirken. Direkte Hinweise auf die Kontra-Reg-Hemmung-

III1 und die Ipsi-Prog-Hemmung-III1 geben auch solche Versuche, in denen durch Streifenmusterbewegung vor nur einem Auge oder vor beiden Augen spontane Spikeaktivität der Muskeln III1 inhibiert wurde (siehe S. 30). Die Existenz der hier besprochenen erregenden und hemmenden Einflüsse wird in den Experimenten bestätigt, in denen die Versuchstiere durch Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor nur einem Auge gereizt werden und durch die Experimente in komplexen visuellen Reizsituationen (Kap. 4.1.4. und 4.1.5.).

Die bisher behandelten Einflüsse auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln bilden ein Minimalsystem, das für die Ausführung von optomotorischen Reaktionen ausreichen könnte. Die erregenden Verschaltungen von jedem Komplexauge zum ipsilateralen und zum kontralateralen Steuermuskel III1 könnten die Drehreaktionen auf Streifenmusterbewegungen vor nur einem Auge oder vor beiden Augen steuern. Die hemmenden Verschaltungen von jedem Komplexauge zum ipsilateralen und zum kontralateralen Steuermuskeln III1 bewirken, daß progressive oder regressive Streifenmusterbewegungen vor beiden Augen nicht zwangsläufig beide Steuermuskeln III1 simultan erregen und damit eine Erhöhung des Vortriebs verursachen. Das Minimalsystem aus den vier hier betrachteten neuralen Verbindungen zwischen den Komplexaugen und dem motorischen Output-System steht somit im Einklang mit dem "Minimalmodell" zur Flugsteuerung von Drosophila und mit dem "principle of independent optomotor torque and thrust control" (GÖTZ 1968).

5.1.2. Die Ipsi-Reg-Hemmung-III1

Die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 ist bei Streifenmusterbewegung zu einer Seite vor beiden Augen häufig kleiner als bei progressiver Streifenmusterbewegung vor nur einem Auge (siehe Kap. 4.1.2. und 4.1.5.). Die Experimente in den komplexen visuellen Reizsituationen zeigen, daß dieses Phänomen auf einen hemmenden Einfluß zurückzuführen ist, der bei regressiver Streifenmusterbewegung vor dem ipsilateralen Auge wirksam wird (Ipsi-Reg-Hemmung-III1, Abb. 20, 5). Die Stärke dieser hemmenden Wirkung von Streifenmusterbewegungen ist deutlich von der Bewegungsrichtung abhängig.

Es wäre denkbar, daß diese Ipsi-Reg-Hemmung-III1 nur dann wirksam ist, wenn gleichzeitig beide Augen durch Musterbewegungen nach rechts oder links gereizt werden, nämlich dann, wenn die Verminderung der Spikeaktivität, die als Ipsi-Reg-Hemmung-III1 bezeichnet wurde, auf einer nicht-linearen Verrechnung der Ipsi-Reg-Erregung-III1 und der Kontra-Prog-Erregung-III1 beruht. Wie in Kap. 5.2.2. gezeigt wird, lassen sich die Ergebnisse der Experimente in den komplexen visuellen Reizsituationen jedoch nicht auf eine nicht-lineare Verrechnung nur dieser Einflüsse zurückführen. Die Ipsi-Reg-Hemmung-III1 würde auch dann lediglich bei Reizung beider Komplexaugen wirksam werden, wenn sie nur auf die Kontra-Prog-Erregung-III1, nicht jedoch auf die Ipsi-Reg-Erregung-III1 kompensierend wirkt. Ein Vergleich der Antworten auf Reizung nur eines Auges mit denen in den komplexen visuellen Reizsituationen zeigt jedoch, daß die Ipsi-Reg-Hemmung-III1 auch bei Reizung nur eines Auges wirksam ist (siehe S. 43 ff). In dieser Reizsituation überlagern sich Ipsi-Reg-Erregung-III1 und Ipsi-Reg-Hemmung-III1. Diese Hemmung ist also zumindest mitverantwortlich dafür, daß die Antworten auf regressive Streifenmusterbewegung vor nur einem Auge vergleichsweise schwach sind. Die mögliche physiologische Bedeutung dieser Überlagerung von Erregung und Hemmung wird in Kap. 5.2.3. diskutiert.

5.1.3. Neurale Korrelate

Bei extrazellulären und intrazellulären Ableitungen aus den optischen Ganglien wurden bewegungssensitive, richtungsspezifische Neurone gefunden, die auf progressive oder auf regressive Streifenmusterbewegung vor einem Auge mit einer Erhöhung der Spikefrequenz oder des Membranpotentials reagieren (extrazelluläre Ableitungen: BISHOP und KEEHN 1967; BISHOP et al. 1968; McCANN und DILL 1969; McCANN und FOSTER 1971; MIMURA 1972; ZAAGMAN et al. 1977; intrazelluläre Ableitungen mit Anfärbung der Neurone: DVORAK et al.1975; HAUSEN 1976 a, b; ECKERT 1978, 1980). Es könnte sein, daß von einigen dieser Bewegungsdetektorneurone die bisher behandelten erregenden und hemmenden Einflüsse ausgehen. Als sicher gilt dies für die bewegungs-

sensitiven "Horizontalzellen". Diese Neurone sind bei der Drosophila-Mutante opm^{H31} (optomotor-blind) stark reduziert oder sie fehlen ganz, bei dieser Mutante sind die optomotorischen Reaktionen stark gestört (HEISENBERG et al. 1978, siehe auch Kap. 5.2.3.).

Die bisher vorliegenden experimentellen Befunde stehen nicht im Widerspruch zu der Annahme, daß die Ipsi-Prog-Hemmung-III1 eines Muskels III1 (Abb. 20, 1) und die Kontra-Prog-Erregung des dazu kontralateralen Muskels III1 (Abb. 20, 3) von nur einem Bewegungsdetektorneuron ausgeübt werden. Dieses Neuron müßte durch progressive Musterbewegung erregt werden und dabei die Spikeaktivität des kontralateralen Steuermuskels III1 fördernd sowie die des ipsilateralen Steuermuskels III1 hemmend beeinflussen. Im Gegensatz dazu können die Ipsi-Reg-Erregung-III1 (Abb. 20, 2) und die Ipsi-Reg-Hemmung-III1 (Abb. 20, 5) eines Muskels III1 nur von zwei verschiedenen Bewegungsdetektorneuronen ausgeübt werden. Dies läßt sich aus den Überlagerungsphänomenen schließen, die bei regressiver Streifenmusterbewegung vor nur einem Auge in Erscheinung treten (siehe S. 43 ff). Die Kontra-Reg-Hemmung-III1 eines Muskels III1 (Abb. 20, 4) könnte vom gleichen Bewegungsdetektorneuron ausgeübt werden wie die Ipsi-Reg-Erregung-III1 des Muskels III1 der Gegenseite (Abb. 20, 2) oder auch vom dem Neuron, das die Ipsi-Reg-Hemmung-III1 bewirkt (Abb. 20, 5). Die letztere Möglichkeit ist in der Abb. 20 dargestellt.

Die bisher beobachteten Bewegungsdetektorneurone der Lobula und der Lobula plate von Fliegen werden erregt durch Streifenmusterbewegungen in die Vorzugsrichtung (Zitate s.o.). Bei Musterbewegung in die Gegenrichtung tritt eine Inhibition auf. Diese Hemmung ist aber in der Regel viel schwächer als die Erregung; bei Bewegungsdetektorneuronen mit regulärer Spikeaktivität fällt nur die normalerweise geringe Spontanaktivität aus. Es ist daher zu vermuten, daß nicht ein einziges Bewegungsdetektorneuron sowohl die starke Erhöhung der Spikeaktivität eines Steuermuskels III1 bei Musterbewegung in eine Richtung bewirkt als auch die starke Hemmung der Spikeaktivität des gleichen Muskels bei Musterbewegung in die Gegenrichtung. Vielmehr werden für diese zwei gegensinnig wirkenden Einflüsse auf einen Steuermuskel zwei verschiedene Bewegungsdetektorneurone angenommen (siehe Abb. 20).

Nach den zuletzt angestellten Überlegungen sind an der optomotorischen Flugsteuerung wenigstens drei Bewegungsdetektorneurone auf jeder Seite beteiligt: ein Bewegungsdetektorneuron, das bevorzugt bei progressiver Streifenmusterbewegung erregt wird sowie zwei Neurone, die am stärksten aktiv sind, wenn ein Streifenmuster ungefähr in horizontaler Richtung nach vorne bewegt wird. Eine Diskussion der Frage, welches der bisher beobachteten Bewegungsdetektorneurone welchen Einfluß ausübt, erscheint noch verfrüht, da die erregenden und hemmenden Einflüsse zur Zeit noch nicht hinsichtlich ihrer Abhängigkeit von der Kontrastfrequenz und anderen Reizparametern charakterisiert werden können.

Das Schema in Abb. 20 macht keine Aussage darüber, auf welcher neuralen Ebene die bisher behandelten erregenden und hemmenden Einflüsse miteinander verrechnet werden. Zwei grundsätzliche Alternativen sind möglich: 1. Aus den verschiedenen Bewegungsdetektorsignalen wird ein einziges Verrechnungsresultat gebildet, das die Aktivität aller synergetischen Steuermuskeln bestimmt. 2. Die synergetischen Steuermuskeln werden nicht durch ein gemeinsames Eingangssignal gesteuert, sondern die Verrechnung der erregenden und hemmenden Signale erfolgt für die verschiedenen Muskeln an getrennten Verrechnungsstellen.

Für eine Verrechnung schon auf der Ebene der Bewegungsdetektorneurone sprechen die Befunde von McCANN und FOSTER (1971) und HAUSEN (1976 a): Einige bewegungssensitive, richtungsspezifische Neurone beeinflussen exitatorisch oder inhibitorisch die Aktivität anderer Bewegungsdetektorneurone. Auch eine Verrechnung von Bewegungsinformationen vom rechten und vom linken Auge wird beobachtet. Nach diesen Befunden ist es möglich, daß schon in den Kopfganglien ein einziges Signal erzeugt wird, das auf die Motoneurone aller Steuermuskeln wirkt, die an der Erzeugung eines Drehmoments zu einer Seite beteiligt sind. In diesem Fall bildeten alle diese Steuermuskeln eine Funktionseinheit mit einer gemeinsamen Aussteuerung. Dies würde erklären, warum in vielen Reizsituationen die Drehmomente um die Hochachse die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 wiederspiegeln. Daraus wurde geschlossen, daß die Aktivität der Steuermuskeln III1 ein typisches

Bild der Aktivität aller Steuermuskeln wiedergibt, die an der Erzeugung des Drehmoments maßgeblich beteiligt sind. Andererseits gibt es Hinweise darauf, daß die Ipsi-Reg-Hemmung-III1 die Aktivität eines Steuermuskels III1 in einem anderen Ausmaß beeinflussen kann als die entsprechende Kontra-Reg-Hemmung-I1 die Aktivität des synergetischen Steuermuskels I1 der Gegenseite (siehe Kap. 4.1.5.). Dies könnte darauf hindeuten, daß synergistische Steuermuskeln nicht durch ein einziges, gemeinsames Signal gesteuert werden, sondern daß vielmehr die Verrechnung der erregenden und hemmenden Einflüsse an getrennten Stellen, möglicherweise sogar erst im Motoneuron, erfolgt. Die zur Zeit vorliegenden experimentellen Daten erlauben es jedoch nicht, zwischen den beiden Alternativen zu entscheiden.

5.1.4. Das Zusatz-System

Auf die Existenz der Progressiv-Zusatz-Erregung, die bei Musterbewegungen nach hinten und besonders nach hinten-oben die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 erhöht, weisen mehrere unabhängige experimentelle Ergebnisse hin:

a) In den Experimenten, in denen die Steuermuskeln III1 Streifenmusterbewegungen nur vor dem kontralateralen Auge höchstens mit einer Spikerate von 60 Spikes/s beantworten, liegt das Maximum der Spikeaktivität im Mittel bei Streifenmusterbewegungen in horizontaler Richtung nach hinten. Sind die Muskeln in dieser Reizsituation jedoch mit mehr als 60 Spikes/s aktiv, so ist das Maximum deutlich zu Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben verschoben (siehe Kap. 4.1.4., Abb 14).

b) In der Reizsituation II werden die Steuermuskeln III1 und I1 am stärksten erregt bei Streifenmusterbewegungen nach rechts-oben bzw. links-oben (siehe Kap. 4.1.3.).

c) In den Reizsituationen III und IV können die Steuermuskeln III1 und I1 dann aktiv werden, wenn das Versuchstier durch Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben vor einem oder vor beiden Augen gereizt wird (siehe Kap. 4.1.3.).

d) In den komplexen visuellen Reizsituationen wird ein erregender Einfluß der bei Streifenmusterbewegung nach hinten-oben auf die

Aktivität eines Steuermuskels wirkt, durch die Ipsi-Reg-Hemmung-III1 in geringerem Maße kompensiert als die Erregung bei progressiver Streifenmusterbewegung (siehe Kap. 4.1.5.).
e) Simultane Spikeaktivitäten beider Steuermuskeln III1 treten bevorzugt während oder am Ende einer progressiven Streifenmusterbewegung vor nur einem oder vor beiden Komplexaugen auf (siehe Kap. 4.1.2. und 4.1.7.).
Die Befunde c) und e) weisen darauf hin, daß die Progressiv-Zusatz-Erregung grundsätzlich die Spikeaktivität beider Steuermuskeln III1 beeinflussen kann.

Es stellt sich die Frage, ob dieser beidseitig wirksame erregende Einfluß nicht primär einer anderen Verhaltensreaktion als der optomotorischen Wendereaktion dient. Es ist z.B. denkbar, daß die Progressiv-Zusatz-Erregung eine wichtige Rolle bei Landereaktionen spielt, die durch Musterbewegungen vor einem oder vor beiden Augen ausgelöst werden können (BRAITENBERG und TADDEI-FERRETTI 1966; TADDEI-FERRETTI und PEREZ DE TALENS 1973; ECKERT und HAMDORF 1980). Im fronto-lateralen Augenbereich, der in der vorliegenden Untersuchung gereizt wurde, sind jedoch bevorzugt Streifenmusterbewegungen in horizontaler Richtung nach hinten wirksam (ECKERT 1980 b). Es erscheint daher unwahrscheinlich, daß die Progressiv-Zusatz-Erregung mit ihrer steil nach hinten-oben gerichteten Vorzugsrichtung primär der Auslösung von Landereaktionen dient. Vielmehr ist es sehr wahrscheinlich, daß die Progressiv-Zusatz-Erregung vor allem der Steuerung der Fluggeschwindigkeit und des Auftriebs dient, denn für die Kontrolle von Vortrieb und Auftrieb muß ein System gefordert werden, das beide Seiten des motorischen Output-Systems gleichsinnig beeinflußt. Für diese Deutung der Progressiv-Zusatz-Erregung sprechen folgende Befunde: Die Flügelschlagfrequenz und der Vortrieb von Calliphora werden bei Reizung nur eines Auges dann am stärksten erhöht, wenn das Streifenmuster nach hinten-oben, d.h. in Vorzugsrichtung der Progressiv-Zusatz-Erregung, bewegt wird (siehe Kap. 4.2.2.). Streifenmusterbewegungen im fronto-lateralen Bereich beider Augen erhöhen den Auftrieb von Musca dann am meisten, wenn die Streifenmuster nach hinten-oben bewegt werden (WEHRHAHN 1978 a). Auf den Vortrieb von Drosophila haben

unter diesen Bedingungen Bewegungen nach steil hinten-oben den größten Einfluß (BUCHNER et al. 1978; GÖTZ und BUCHNER 1978).

Die Änderungen von Vortrieb und Flügelschlagfrequenz in den komplexen visuellen Reizsituationen zeigen, daß die fördernde Wirkung, die bei progressiver Streifenmusterbewegung vor einem Auge auf diese Flugparameter ausgeübt wird, durch eine Streifenmusterbewegung nach vorne-unten oder hinten-unten vor dem anderen Auge kompensiert wird (siehe Kap. 4.2.3. Zusatz-Hemmung). Dies steht in Übereinstimmung mit Ergebnissen an Musca und Drosophila: Eine rechnerische "Matched-Model"-Analyse der Daten aus den oben zitierten Untersuchungen der Auftriebs- bzw. Vortriebsänderungen von Musca und Drosophila zeigen ebenfalls, daß Vortrieb und Auftrieb durch Musterbewegungen nach hinten-unten vermindert werden (GÖTZ und BUCHNER 1978 ; GÖTZ, persönliche Mitteilung). - Die gute qualitative Übereinstimmung dieser Ergebnisse, die mit grundlegend verschiedenen Methoden erhalten wurden, zeigt, daß die Experimente mit komplexen visuellen Reizsituationen geeignet sind, über hemmende Wirkungen von Streifenmusterbewegungen Aufschluß zu gewinnen.

Während die Wirkung der Progressiv-Zusatz-Erregung unmittelbar in den Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 nachweisbar ist, beeinflußt die Zusatz-Hemmung die Aktivität dieser Muskeln nicht direkt: In den komplexen visuellen Reizsituationenen tritt kein hemmender Einfluß in Erscheinung, der bevorzugt bei Streifenmusterbewegungen nach unten wirkt. Die Zusatz-Hemmung ist nur indirekt dadurch wirksam, daß in bestimmten Reizsituationen der Einfluß der Progressiv-Zusatz-Erregung unterbunden wird (siehe Kap. 4.2.1., 4.2.3. und 5.1.5.). Es muß daher angenommen werden, daß die Progressiv-Zusatz-Erregung und die Zusatz-Hemmung schon miteinander verrechnet werden, bevor sie auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 wirken.

Die bisher vorliegenden Ergebnisse (s.o.) machen es sehr wahrscheinlich, daß das Zusatz-System aus Progressiv-Zusatz-Erregung und Zusatz-Hemmung zwei Funktionen hat: Es dient in erster Linie der Steuerung von Flügelschlagfrequenz, Vortrieb und Auftrieb, d.h. der

Steuerung der Flugparameter, von denen die Translationsbewegungen der Fliege abhängen ("Translationsparameter"). Außerdem kann das Zusatz-System unter bestimmten Bedingungen die Spikeaktivität der Steuermuskeln erhöhen, die der Erzeugung von Drehmomenten um die Hochachse dienen, und so optomotorische Wendereaktionen verstärken. Diese Deutung wird gestützt durch den vorläufigen Befund, daß bei progressiver Streifenmusterbewegung vor einem Auge oder vor beiden Augen die Stärke der Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 positiv mit den Erhöhungen der Flügelschlagfrequenz korreliert ist. Diese Koppelung von Drehreaktion und Translationsreaktion durch die doppelte Wirkung des Zusatz-Systems könnte grundsätzlich auf drei verschiedenen Organisationsprinzipien des Flugsteuersystems beruhen:

1. Die Signale, die aus der Verrechnung der Progressiv-Zusatz-Erregung und der Zusatz-Hemmung resultieren, wirken auf unabhängigen, parallelen Wegen auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln die das Drehmoment um die Hochachse erzeugen, und auf ein zweites, getrenntes motorisches System, das die Translationsparameter ändert.
2. Es existieren nicht zwei getrennte motorische Output-Systeme. Vielmehr werden - zumindest unter bestimmten Bedingungen - Änderungen der Translationsparameter von den Steuermuskeln erzeugt, mit deren Hilfe Wendereaktionen ausgeführt werden.
3. Die Progressiv-Zusatz-Erregung und die Zusatz-Hemmung wirken nur auf den Teil des neuromotorischen Systems, der lediglich die Translationsparameter ändert. Eine Erhöhung der Flügelschlagfrequenz bewirkt erst sekundär eine Erhöhung der Spikeaktivität der Steuermuskeln, die Drehmomente um die Hochachse erzeugen.

Zu 1: Diese einfachste der angesprochenen Möglichkeiten ist in Abb. 20 dargestellt. Dieses Schema kann die experimentellen Daten erklären, ohne daß weitere Annahmen zur Organisation des Flugsteuersystems nötig werden: Progressiv-Zusatz-Erregung und Zusatz-Hemmung werden im neuralen System miteinander verrechnet. Das Ausgangssignal dieser Verrechnungsstelle wirkt einerseits auf den Teil des neuromotorischen Systems, das die Translationsparameter kontrolliert; andererseits beeinflußt es die Aktivität der Steuermuskeln III1 beider Thoraxseiten (Abb. 20, 6). Durch den Einfluß auf die Steuermuskeln III1 wird

nur das Drehmoment um die Hochachse verstärkt, ohne daß die Translationsparameter beeinflußt werden.

Zu 2: Im Gegensatz zu der Annahme, die der Möglichkeit 1 zugrunde liegt, erscheint die Vorstellung durchaus plausibel, daß die Aktivität eines Steuermuskels nicht nur ein Drehmoment um die Hochachse bewirkt, sondern gleichzeitig auch die Translationsparameter ändern kann. Dies wäre zum Beispiel dann der Fall, wenn auch durch die Aktivität eines Steuermuskels nur auf einer Seite der Thorax so verspannt wird, daß dieser mechanische Oszillator mit einer höheren Frequenz schwingt. Durch die höhere Flügelschlagfrequenz könnten auch Vortrieb und Auftrieb erhöht werden. Diese Vorstellung steht jedoch im Widerspruch zu dem experimentellen Befund, daß bei Streifenmusterbewegung zu einer Seite vor beiden Augen die untersuchten Steuermuskeln aktiv werden und ein Drehmoment um die Hochachse erzeugt wird, ohne daß die Flügelschlagfrequenz und der Vortrieb verändert werden (siehe Kap. 4.2.1.). Die Vorstellung widerspricht dem "principle of independent torque and thrust control" (GÖTZ 1968).

Unter Einhaltung dieses Prinzips könnte die Aktivität der untersuchten Steuermuskeln nur dann an Änderungen von Translationsparametern maßgeblich mitwirken, wenn nicht nur die Spikefrequenz über die Wirkung der Muskelkontraktionen auf den Flügelschlag entscheidet. Vielmehr müßte gefordert werden, daß auch der Phasenlage der Spikes innerhalb der Flügelschlagperiode eine physiologische Bedeutung zukommt. Darauf könnten folgende Befunde hindeuten: Die Spikes aller daraufhin untersuchten Steuermuskeln von Calliphora, Musca und Drosophila treten bevorzugt in bestimmten Phasen der Flügelschlagperiode auf (HEIDE 1971 b, 1974, 1975, 1978; HIRTH und HEIDE 1980; HEIDE und GÖTZ, in Vorbereitung). Diese Phasenbereichspräferenz beruht vor allem auf flügelschlagsynchronen Afferenzen von Sinnesorganen der Flügelbasis und der Halteren (HEIDE 1971 b, 1978, 1979; HIRTH und HEIDE 1980; HIRTH, in Vorbereitung). Die Afferenzen werden auf die hier untersuchten Steuermuskeln erst dann durchgeschaltet, wenn durch Streifenmusterbewegungen Bewegungsdetektorneurone erregt werden (HEIDE 1975). Die Spikes einiger Steuermuskeln können in

zwei verschiedenen bevorzugten Phasenbereichen auftreten (SPÜLER 1975; HIRTH und HEIDE 1980). Welche Phasenlage bevorzugt wird, kann von der Richtung einer wahrgenommenen Streifenmusterbewegung abhängen (HEIDE, persönliche Mitteilung). Messungen des Mechanogramms von Steuermuskeln, die über ihren motorischen Nerv elektrisch gereizt werden, zeigen, daß bei allen physiologischen Spikefrequenzen noch kein glatter, vollständiger Tetanus erreicht wird; vielmehr werden reizsynchrone Vibrationen des Muskels registriert (HEIDE 1971 b; BERGMANN, in Vorbereitung). Nach diesen Befunden ist es denkbar, daß Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben die Phasenlage der III1-Spikes ändern, indem durch die Progressiv-Zusatz-Erregung zusätzliche flügelschlagsynchrone Afferenzen auf das Motoneuron durchgeschaltet werden. Dadurch würde die Lage der Kontraktionsmaxima der Steuermuskeln innerhalb der Flügelschlagperiode verschoben. Dies könnte bewirken, daß der Steuermuskel III1 bei Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben im Gegensatz zur Wirkung bei anderen Bewegungsreizen nicht nur das Drehmoment um die Hochachse, sondern auch andere Flugparameter beeinflußt. Es gibt jedoch zur Zeit keine Anhaltspunkte dafür, daß die hier diskutierte theoretische Vorstellung richtig ist. Die Organisation des Flugsteuersystems kann erst dann geklärt werden, wenn mehr Information über die physiologische Bedeutung der Phasenbereichspräferenzen der Steuermuskelspikes vorliegen.

Zu 3: Die dritte Möglichkeit basiert auf dem Befund, daß die Afferenzen von den Flügelnerven nicht nur eine phasische, triggernde Wirkung auf das neuromotorische Output-System ausüben, sondern auch eine tonisch erregende Wirkung, die zur Aufrechterhaltung des Fluges benötigt wird ("maintenance-effect", HEIDE 1979). Wenn die Progressiv-Zusatz-Erregung primär nur eine Änderung der Translationsparameter bewirkt, könnte durch die Erhöhung der Flügelschlagfrequenz über eine solche Verschaltung sekundär auch die Spikeaktivität der Steuermuskeln erhöht werden, die das Drehmoment erzeugen. Dies gilt jedoch nur dann, wenn die Stärke des tonischen Einflusses sich bei kurzzeitigen Erhöhungen der Flügelschlagfrequenz deutlich ändert. Für diese Annahme liegen bisher keine experimentellen Belege vor. Außerdem ist ungewiß, ob der tonische Einfluß der Flügelnerv-Afferenzen auch die Aktivität

der nicht-fibrillären Steuermuskeln beeinflußt.

In der Diskussion der Möglichkeiten 1 bis 3 zur Organisation des Flugsteuersystems wurde zunächst davon ausgegangen, daß alle Steuermuskeln, die an der Erzeugung von Drehmomenten um die Hochachse beteiligt sind, in der gleichen Weise durch das Zusatz-System beeinflußt werden. Es ist jedoch durchaus möglich, daß die Signale des Zusatz-Systems nur auf einige dieser Steuermuskeln wirken, daß einige Steuermuskeln nicht erregend sondern hemmend beeinflußt werden oder daß bei verschiedenen Steuermuskeln verschiedene der Möglichkeiten 1 bis 3 verwirklicht sind. Unter diesen Voraussetzungen könnte der gleiche Satz von Steuermuskeln sowohl das Drehmoment als auch die Translationsparameter unabhängig voneinander kontrollieren. Außerdem wäre verständlich, warum die Korrelation der Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 und I1 mit den Drehmomenten um die Hochachse in den Reizsituationen, in denen das Zusatz-System eine besondere Rolle spielt, schlechter ist als in anderen Reizsituationen (siehe Kap. 4.1.3.).

Zur Frage nach neuralen Korrelaten des Zusatz-Systems: In Untersuchungen der Aktivität von Bewegungsdetektorneuronen der optischen Ganglien von Fliegen wurden auch Neurone beobachtet, die bevorzugt auf Streifenmusterbewegungen in vertikaler Richtung nach oben bzw. nach unten reagieren (z.B. McCANN und FOSTER 1971; DVORAK et al. 1975; HAUSEN 1976 a, b; HENGSTENBERG 1977; ECKERT und BISHOP 1980). Es ist jedoch umstritten, ob diese Zellen an der optomotorischen Höhensteuerung beteiligt sind (WEHRHAHN 1978 a, b). Auch hier erscheint es bei dem jetzigen Wissensstand noch wenig sinnvoll, die erregenden und hemmenden Wirkungen von Streifenmusterbewegungen als Einfluß bestimmter Bewegungsdetektorneurone zu deuten.

Bei einigen Versuchstieren wurde beobachtet, daß auch im Flug ohne Streifenmusterbewegungen kurzzeitige simultane Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 auftreten, die mit gleichzeitigen starken Erhöhungen der Flügelschlagfrequenz korreliert sind (SPÜLER 1975). In der Regel ist dabei der Steuermuskel einer Thoraxseite deutlich

stärker aktiv als der Muskel der Gegenseite; es werden also vermutlich spontane, intendierte Wendungen ausgeführt. Diese Befunde deuten darauf hin, daß das Zusatz-System nicht nur von Signalen von Bewegungsdetektorneuronen beeinflußt wird, sondern daß auch spontane Erregungen aus bisher unbekannten Quellen darauf einwirken (siehe Abb. 20 "Spontanerregung"). Durch solche Spontanerregungen des Zusatz-Systems werden möglicherweise die "Torque-Spikes" ausgelöst, die nach den Untersuchungen von HEISENBERG und WOLF (1979) das Flugverhalten von Drosophila entscheidend mitbestimmen.

5.1.5. Die Funktion des Flugsteuersystems im Freiflug

Mit dem hier vorgestellten Modell zur neuralen Organisation des Flugsteuersystems von Musca und Calliphora lassen sich alle experimentellen Ergebnisse dieser Untersuchung ohne Zusatzannahmen deuten. Dies soll an folgendem Beispiel aufgezeigt werden: In den einfachen visuellen Reizsituationen I und II werden real mögliche Freiflugsituationen simuliert. In der Situation I wird eine Rotation um die Hochachse des Versuchstieres und gleichzeitig eine Rotation um die Längsachse simuliert. Die Steuermuskeln III1 sind am stärksten aktiv, wenn beide Streifenmuster in horizontaler Richtung zur kontralateralen Seite bewegt werden, d.h. wenn die simulierte Drehung um die Hochachse am stärksten ist (siehe Kap. 4.1.3.). In der Reizsituation II, in der zusätzlich zur Rotation um die Hochachse eine Translationsbewegung in vertikaler Richtung simuliert wird, werden die Steuermuskeln jedoch nicht durch Streifenmusterbewegungen in horizontaler Richtung sondern durch Bewegungen nach kontralateral-oben am stärksten erregt. Dies ist auf den Einfluß der Progressiv-Zusatz-Erregung zurückzuführen, die bei Reizung des kontralateralen Auges durch Bewegung nach hinten-oben wirksam wird. Warum aber tritt der Einfluß der Progressiv-Zusatz-Erregung nicht in gleicher Weise auch in der Reizsituation I in Erscheinung, wenn sich das Streifenmuster vor dem kontralateralen Auge nach hinten-oben bewegt? Die Änderungen von Vortrieb und Flügelschlagfrequenz (!) in den komplexen visuellen Reizsituationen zeigen, daß durch Streifenmusterbwegungen nach vorne, nach unten oder nach hinten-unten eine "Zusatz-Hemmung" die Pro-

gressiv-Zusatz-Erregung kompensiert (siehe Kap. 4.2.3.). Wenn in der Reizsituation I das kontralaterale Streifenmuster nach hinten-oben bewegt wird, läuft das ipsilaterale Streifenmuster nach vorne-unten (siehe Abb. 5, I). In dieser Situation kompensieren sich also die Progressiv-Zusatz-Erregung vom kontralateralen Auge und die Zusatz-Hemmung vom ipsilateralen Auge. Diese Überlagerung der verschiedenen Einflüsse tritt jedoch in der Reizsituation II nicht auf: Während sich das kontralaterale Muster nach hinten-oben bewegt, läuft das ipsilaterale Streifenmuster nach vorne-oben (siehe Abb. 5, II). Bei Streifenmusterbewegung in diese Richtung wird aber die Zusatz-Hemmung nicht wirksam, folglich kann in Reizsituation II die Progressiv-Zusatz-Erregung die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 beeinflussen. Das hier vorgeschlagene Modell zur Organisation des Flugsteuersystems kann die unterschiedlichen Reaktionen in den Reizsituationen I und II gut erklären.

Der unterschiedliche Einfluß des Zusatz-Systems in den Reizsituationen I und II, in denen verschiedene real mögliche Flugsituationen simuliert werden, wirft die Frage auf, welche physiologische Bedeutung dieses recht komplexe Flugsteuersystem im Freiflug unter natürlichen Bedingungen hat. Diese Frage läßt sich zur Zeit nur sehr allgemein beantworten, da bis auf Film-Beobachtungen des Verfolgungsverhaltens von Fannia (LAND und COLLETT 1974) und Musca (WEHRHAHN 1979) und des Landemanövers von Musca (CURRAN 1958) keine Untersuchungen des Freiflugverhaltens von calyptraten Fliegen vorliegen. Die umfangreichen Studien des Freiflugverhaltens von Schwebfliegen zeigen ein sehr reichhaltiges Repertoire von Verhaltensweisen (COLLETT und LAND 1975, 1978; COLLETT 1980). Aus der beobachteten Flexibilität des Steuerverhaltens wird auf eine sehr komplexe Organisation des Flugsteuersystems geschlossen, in der das Optomotorik-System, das der Stabilisierung des Flugkurses dient, mit anderen Kontroll-Systemen zusammenwirkt. Diese können ebenfalls vom visuellen Input oder von zentralnervösen Signalen abhängig sein. In dieser allgemeinen Form lassen sich die Ergebnisse an Syrphiden sicher auch auf Musca und Calliphora übertragen. Da Schwebfliegen aber ein vergleichsweise hochspezialisiertes Flugsteuersystem besitzen, lassen sich die

Kenntnisse einzelner Verhaltensweisen nicht oder nur in sehr begrenztem Maße zur Deutung der experimentellen Ergebnisse an Musca und Calliphora anwenden. - Die mögliche Beteiligung des in Abb. 20 dargestellten Flugsteuersystems am Fixations- bzw. Verfolgungsverhalten wird im zweiten Teil der Diskussion dargestellt.

Die große Variabilität der Reaktionen auf gleiche Bewegungsreize (siehe Kap. 4.1.2.) weist schon auf die hohe Flexibilität des Flugsteuerverhaltens von Musca und Calliphora hin. Obwohl die Spikeaktivitäten der Bewegungsdetektorneurone unter gleichen Reizbedingungen sehr wenig variieren (Zitate s.o.), werden optisch induzierte Wendemanöver nicht starr und "maschinenmäßig" ausgeführt. Die Variabilität der optomotorischen Reaktionen beruht zum Teil darauf, daß in jeder Reizsituation mehrere, erregend oder hemmend wirkende Signale von Bewegungsdetektorneuronen die Spikeaktivität der Steuermuskeln bestimmen. Diese verschiedenen Einflüsse werden von Tier zu Tier in sehr unterschiedlichem Ausmaß wirksam. Dies wird demonstriert bei der Überlagerung von Kontra-Prog-Erregung-III1 und Progressiv-Zusatz-Erregung (siehe Kap. 4.1.4., Abb. 14). Außerdem wirken noch kurzzeitige spontane Zusatzerregungen (siehe Abb. 20), Änderungen des "state of excitement" (HEIDE 1975) und der neurale Mechanismus, der den "spontanen Aktivitätswechsel" verursacht (WIENRICH 1979 ; siehe Kap. 4.1.2.), dabei mit, die Flexibilität des Flugsteuerverhaltens zu erhöhen.

In Laborexperimenten wird das Versuchstier in der Regel nur in Reizsituationen versetzt, die nur sehr unvollständige Annäherungen an natürliche Flugbedingungen darstellen. Damit kann nur ein kleiner Ausschnitt aus der Vielfalt möglicher Verhaltensweisen erfaßt werden: Im einfachen Drehtrommelversuch wird zum Beispiel die gesamte visuelle Umwelt des Versuchstieres gedreht. Es wird davon ausgegangen, daß dadurch eine Freiflugsituation simuliert wird, in der die Fliege z.B. durch eine Windböe vom intendierten geraden Flugkurs abgetrieben wird. Diese von außen erzwungene Abweichung vom Flugkurs soll durch die optomotorische Reaktion kompensiert werden. Im Freiflug von Musca oder Calliphora tritt diese Situation jedoch nur auf, wenn alle markanten

Objekte der Umwelt relativ weit entfernt sind. Im natürlichen Lebensraum mit vielen nahen Umweltobjekten kann bei einem intendierten Geradeausflug in der Regel keine reine Rotation der visuellen Umwelt wahrgenommen werden, da die Fliege eine Translationsbewegung nach vorne durchführt. Vielmehr wird sich die scheinbare Translationsbewegung der Umwelt und eine ungewollte Rotationsbewegung in der Weise überlagern, daß von einem Auge eine höhere Translationsgeschwindigkeit wahrgenommen wird als vom anderen Auge. Die Lokomotionssteuerung in dieser natürlichen Situation wurde an frei laufenden Drosophilen untersucht (GÖTZ 1975 b), entsprechende Experimente an fliegenden Fliegen stehen noch aus. Dieser wesentliche Teil des Verhaltensrepertoires ist also noch unbekannt. Möglicherweise ist der Einfluß des Zusatz-Systems auf die Steuermuskeln, die der Erzeugung von Drehmomenten dienen, gerade in dieser typischen Flugsituation des frei fliegenden Tieres von besonderer Bedeutung: Vor beiden Augen wird hier eine progressive Bewegung wahrgenommen. Die dadurch für die Steuermuskeln beider Thoraxseiten stark wirksam werdende Progressiv-Zusatz-Erregung könnte im Zusammenwirken mit dem neuralen Mechanismus, der den spontanen Aktivitätswechsel verursacht, einen ständigen Wechsel zwischen kurzzeitigen Rechts- und Linkswendungen herbeiführen. Solche Drehmomentfluktuationen sind von grundlegender Bedeutung für das Fixationsverhalten (REICHARDT 1973, siehe auch Kap. 5.2.1.). Die spontane Wendeaktivität würde durch das Zusatz-System dann besonders gesteigert werden, wenn beide Augen eine Bewegung nach hinten-oben wahrnehmen, d.h. wenn das Tier an Höhe verliert. Eine erhöhte spontane Wendeaktivität in dieser Flugsituation könnte als ein Suchverhalten gedeutet werden, durch das ein geeigneter Landeplatz entdeckt und fixiert, d.h. angeflogen werden soll.

In Experimenten zur optomotorischen Flugsteuerung werden in der Regel auch in anderer Hinsicht sehr unphysiologische Flugsituationen geschaffen: Keines der Teilsysteme, die an der Flugsteuerung beteiligt sind, arbeitet unter gleichen Bedingungen wie im Freiflug. Durch die Fixierung des Versuchstieres an einen Haltestab werden sowohl spontane als auch optisch induzierte aktive Drehungen der Fliege und die damit verbundenen visuellen Reafferenzen unterbunden (vgl.

REICHARDT 1973; LAND und COLLETT 1975; GEIGER und POGGIO 1977). Die Halteren können weder ihre Funktion als mechanische Stabilisatoren ausüben (SCHNEIDER 1953), noch können sie durch propriozeptorische Reafferenzen die Aktivität der Flugsteuermuskeln (WIENRICH 1979; HEIDE und WIENRICH, in Vorbereitung) oder von Kopfstellmuskeln beeinflussen (TRACEY 1975; SANDEMAN und MARKL 1980; SANDEMAN 1980). Durch die Fixierung des Kopfes am Thorax werden Kopfsakkaden verhindert (LAND 1973, 1975). Dadurch fallen visuelle Reafferenzen aus, die im Freiflug auftreten. Auch der Einfluß der Propriozeptoren der Halsregion auf das Flugsteuersystem wird unterbunden (LISKE 1977, 1978). Ein fixiert fliegendes Versuchstier führt keine Translationsbewegung relativ zur umgebenden Luft durch. Daher können die Antennen als Luftströmungssinnesorgane nicht den gleichen Einfluß auf das Flugsteuersystem ausüben wie im Freiflug (vgl. BURKHARDT und SCHNEIDER 1957; GEWECKE 1967; HIRTH, in Vorbereitung). Durch geeignete experimentelle Methoden - etwa durch Steuerung der Drehtrommelbewegung durch das vom Versuchstier erzeugte Drehmoment (REICHARDT 1973 u.a.) oder durch Verwendung eines Windkanals (z.B. VOGEL 1966; NACHTIGALL und WILSON 1967; DAVID 1979) - kann erreicht werden, daß einige der Teilsysteme, die an der Flugsteuerung beteiligt sind, unter "closed-loop"-Bedingungen arbeiten. Doch auch mit diesen experimentellen Mitteln lassen sich Freiflugsituationen nicht vollständig simulieren. Es stellt sich die Frage, in wieweit die unter den unphysiologischen experimentellen Bedingungen registrierten Aktivitätsmuster der Steuermuskeln oder die gemessenen Drehmomente um die Hochachse überhaupt Teile einer biologisch relevanten Verhaltensweise sind, die auch im Freiflug auftritt. Experimente, in denen Calliphora an sehr langen, feinen Ableitdrähten nahezu frei fliegt, während ihre Flugbahn optoelektronisch registriert wird, zeigen jedoch, daß die Erregungsmuster der bisher daraufhin untersuchten Steuermuskeln im Freiflug und im fixierten Flug unter "open-loop"-Bedingungen grundsätzlich übereinstimmen (HEIDE, von BERG, SPÜLER, unveröffentlicht).

5.2. Optomotorik und Fixation

Seit den Untersuchungen von KENNEDY (1939) am Mosquito Aedes aegypti ist bekannt, daß neben der optomotorischen Reaktion, mit der ein Dipter versucht, einer scheinbaren Bewegung der Umwelt zu folgen, eine zweite Verhaltensreaktion existiert: Wird einer Mücke, die an einem Seidenfaden relativ frei beweglich fliegt, vor einem homogenen hellen Hintergrund ein einzelner schwarzer Streifen geboten, so wendet sie sich diesem Objekt zu. Befindet sich der Streifen dann frontal vor dem Tier, wird diese neu eingestellte Flugrichtung beibehalten. Auch Fliegen zeigen dieses Fixationsverhalten (REICHARDT und WENKING 1969; REICHARDT 1973). In umfangreichen Untersuchungen wurde von REICHARDT und Mitarbeitern eine phänomenologische Theorie zum Mechanismus der Objektfixation entwickelt (Review: REICHARDT und POGGIO 1976). Die zentrale These dieser Theorie besagt, daß das Verhalten von Fliegen unter experimentellen "closed-loop"-Bedingungen und im Freiflug aus den Reaktionen in "open-loop"-Experimenten quantitativ vorausgesagt werden kann. Dies wurde unter verschiedenen Bedingungen für die Fixation und für das Verfolgen von Objekten nachgewiesen (REICHARDT und POGGIO 1975; WEHRHAHN und REICHARDT 1975; VIRSIK und REICHARDT 1974, 1976).

Nach den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung kann als sicher gelten, daß die Steuermuskeln III1 und I1 von Musca und Calliphora an der Ausführung von Fixationsreaktionen ebenso beteiligt sind wie an der optomotorischen Stabilisierung des Flugkurses. Die Spikeaktivitäten dieser Steuermuskeln erfüllen die nach REICHARDT (1973) grundlegenden Voraussetzungen für das Fixationsverhalten. 1.: Das "Eigenverhalten": Im unbeeinflußten Geradeausflug treten Fluktuationen des Drehmoments um die Hochachse auf. Sie werden durch spontane Spikeaktivitäten der Steuermuskeln erzeugt (HEIDE 1975; Kap. 4.1.1. der vorliegenden Untersuchung). - Im Freiflug führen die statistischen Fluktuationen des Drehmoments zu kurzzeitigen Rechts- und Linkswendungen des Tieres und damit zu Relativbewegungen des zu fixierenden Objektes im Gesichtsfeld der Fliege. 2. Die "Progressiv-Regressiv-Asymmetrie": Progressive Bewegung löst ein starkes kompen-

sierendes Drehmoment, d.h. eine starke Folgereaktion aus. Regressive Bewegung wird mit einem deutlich schwächeren Drehmoment beantwortet. Diese Asymmetrie der durch progressive und regressive Bewegung induzierten Drehmomente wurde unter verschiedenen Versuchsbedingungen wiederholt bestätigt (Musca: GEIGER 1974; VIRSIK 1974; GEIGER und POGGIO 1975; Drosophila: ZIMMERMANN 1975). Auch die Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 und I1 von Musca und Calliphora sind bei progressiver Streifenmusterbewegung deutlich stärker als bei regressiver Streifenmusterbewegung (SPÜLER 1975, Kap. 4.1.2. und 4.1.4. der vorliegenden Untersuchung). - Wenn sich im Freiflug durch die statistischen Fluktuationen des Drehmoments ein Objekt im Gesichtsfeld der Fliege scheinbar hin und her bewegt, so bewirkt die Asymmetrie der Antworten auf die wahrgenommenen progressiven und regressiven Objektbewegungen, daß sich die Fliege im zeitlichen Mittel zum Objekt hinwendet. Hat sich das Tier so weit gedreht, daß sich das Objekt frontal in Flugrichtung vor dem Tier befindet, so ist aufgrund der Rechts-Links-Symmetrie der beiden Komplexaugen eine stabile Fixationslage erreicht. Das Tier fliegt direkt auf das Objekt zu. Nur die statistischen Fluktuationen des Drehmoments bewirken kurzzeitige Abweichungen von diesem Kurs nach rechts oder links. - Auch die Kurssteuerung laufender Drosophilen beruht u.a. darauf, daß wahrgenommene progressive und regressive Bewegung in Abhängigkeit von der Kontrastfrequenz und dem gereizten Augenareal verschieden stark beantwortet werden (GÖTZ und WENKING 1973; GÖTZ 1975 b).

5.2.1. Fixation durch getrennte Bewegungsdetektion und Positionsdetektion

Fixationsverhalten beruht entscheidend auf der Asymmetrie der Reaktionen auf progressive und regressive Bewegung. Diese Asymmetrie wird auch unter den experimentellen Bedingungen beobachtet, die in dieser Untersuchung angewandt wurden. Daher soll im folgenden diskutiert werden, ob die von REICHARDT und Mitarbeitern entwickelte Theorie zur Objektfixation auch das optomotorische Flugverhalten in einfachen und komplexen visuellen Reizsituationen beschreibt. Zu diesem Zweck muß zunächst das zugrundeliegende theoretische Konzept

dargestellt werden (Review: REICHARDT und POGGIO 1976; POGGIO und REICHARDT 1976).

Die Antworten auf progressive (A prog) und auf regressive Streifenmusterbewegung vor nur einem Auge (A reg) lassen sich rein formal in zwei Reaktionsanteile auftrennen:

$$1/2 \; (A_{prog} - A_{reg}) = R \qquad (1)$$

$$1/2 \; (A_{prog} + A_{reg}) = P \qquad (2)$$

Dabei ist (A prog) bzw. (A reg) positiv zu rechnen bei einer Wendung zu der Seite, auf der die Musterbewegung geboten wird, negativ bei einer Wendung zur Gegenseite. Die Gleichungen (1) und (2) folgen aus den Definitionen:

$$A_{prog} = P + R \qquad (3)$$

$$A_{reg} = P - R \qquad (4)$$

Das heißt: Bei dieser rechnerischen Aufteilung der Reaktionen in zwei Anteile geht die Prämisse ein, daß ein Reaktionsanteil R bei Umkehrung der Richtung der Bewegung (progressiv ⇆ regressiv) mit umgekehrten Vorzeichen in die Gleichung eingeht. Dieser Reaktionsanteil ist also definitionsgemäß richtungsabhängig; der Betrag bleibt bei Umkehr der Bewegungsrichtung gleich. Experimente an Musca zeigen, daß R weiterhin abhängig ist von der Geschwindigkeit der wahrgenommenen Bewegung, jedoch unabhängig von der Position in der horizontalen Ebene, an der die Bewegung im Gesichtsfeld geboten wird. Aus den Gleichungen (3) und (4) geht außerdem hervor, daß der zweite Reaktionsanteil P definitionsgemäß unabhängig ist von der Bewegungsrichtung. Entsprechend der Vorzeichendefinition ist dieser Anteil P der Drehreaktion immer zu der Seite gerichtet, auf der eine Bewegung wahrgenommen wird. Der Reaktionsanteil P ist also abhängig von der Position des bewegten Streifenmusters. Er verursacht die Asymmetrie der Reaktionen auf progressive und regressive Bewegung. Daher kann die Positionsabhängigkeit direkt gemessen werden, wenn das Versuchstier durch oszillierende Bewegungen eines einzelnen Streifens an verschiedenen Stellen des Gesichtsfeldes gereizt wird (REICHARDT 1973). Das aus diesen Versuchen erhaltene "Attraktivitätsprofil" (= P als Funktion der Position) gibt an, wie stark ein Versuchstier sich einem um eine bestimmte Position oszillierenden Streifen zuwendet.

Aus dem richtungssensitiven Reaktionsanteil R wurde auf ein Bewegungsdetektorsystem geschlossen. Nach dem Korrelationsmodell extrahiert ein solches Detektorsystem die Information über Bewegungsrichtung und Bewegungsgeschwindigkeit aus einer wahrgenommenen Bewegung, indem die Signale von zwei benachbarten Sehelementen nicht-linear verrechnet werden (z.B. REICHARDT 1957; POGGIO und REICHARDT 1973 b). Es wurde zunächst ausdrücklich angenommen, daß der Reaktionsanteil P bzw. das "Attraktivitätsprofil" eine Positionsabhängigkeit bei der Bewegungsdetektion wiedergibt (REICHARDT 1973; POGGIO und REICHARDT 1973 a).

Diese Deutung des Reaktionsanteils P wurde bald aufgegeben. Entscheidend dafür waren die Experimente von PICK (1974), die zeigten, daß auch ein nicht bewegter, sondern nur in seiner Helligkeit modulierter schmaler Streifen eine positionsabhängige Drehmomentreaktion auszulösen vermag. Schon die Stimulation von einzelnen Rezeptoren reicht dazu aus (POGGIO und REICHARDT 1976). Erst bei breiteren Streifen ($>6^{o}$) treten symmetrische inhibitorische laterale Interaktionen zwischen Sehelementen in Erscheinung (GEIGER und POGGIO 1975; PICK 1976). Diese der Positionsdetektion zugrundeliegenden Mechanismen sind nicht nur dann wirksam, wenn mit stationärem Flickerlicht gereizt wird. Sie sprechen auch auf die Helligkeitsänderungen an, die an einer bestimmten Position im Gesichtsfeld auftreten, wenn über diese Stelle ein Streifenmuster bewegt wird. Die Information über die Bewegungsrichtung geht jedoch bei der Positionsdetektion verloren. Auch die symmetrischen lateralen Interaktionen zwischen Input-Elementen sind nicht von der Bewegungsrichtung, sondern nur von der Orientierung des Streifens abhängig. In der Folge wurde der positionsabhängige, richtungsunabhängige Reaktionsanteil P auf diese Mechanismen der Positionsdetektion zurückgeführt.

Die Tatsache, daß die Drehmomentreaktionen in die beiden Anteile P und R aufgeteilt werden können und daß diesen Reaktionsanteilen verschiedene Verrechnungsmechanismen bei der Informationsverarbeitung zugeordnet werden können, erlaubt keine Rückschlüsse auf die zugrunde liegende neurale Organisation (REICHARDT und POGGIO 1976; POGGIO und REICHARDT 1976). Eine Reihe von Befunden zeigt jedoch, daß der

richtungsabhängige Reaktionsanteil R und der positionsabhängige Anteil P in unterschiedlicher Weise von verschiedenen Reizparametern abhängen: 1. R ist auszulösen im oberen und unteren Augenbereich, P dagegen nur im unteren (REICHARDT 1973; GEIGER und POGGIO 1975; WEHRHAHN 1978 b). 2. Nur P ändert sich mit dem Alter der Versuchstiere (GEIGER und POGGIO 1975). 3. Die Auslöseschwellen für P und R liegen bei unterschiedlichen Lichtintensitäten (vgl. FERMI und REICHARDT 1963, REICHARDT 1973). 4. Die Beteiligung der Rhabdomere R 7/8 ist - zumindest bei der Höhensteuerung - notwendig für die Auslösung des Reaktionsanteils P (WEHRHAHN 1976). Für die Auslösung von R genügt die Stimulation der Rhabdomere R 1-6 (KIRSCHFELD und REICHARDT 1970; KIRSCHFELD und LUTZ 1974; HEISENBERG und BUCHNER 1977). Diese Befunde werden so gedeutet, daß "two specific nervous circuitries" (GEIGER und POGGIO 1975) den zunächst formal berechneten beiden Reaktionsanteilen P und R zugrunde liegen, d.h. daß ein Bewegungsdetektorsystem und ein Positionsdetektorsystem in der neuralen Organisation verwirklicht sind.

Neben den Verrechnungen, auf denen die Bewegungsdetektion und die Positionsdetektion beruhen, wurden weitere, komplexere Verrechnungen von Signalen mehrerer Sehelemente beschrieben (VIRSIK und REICHARDT 1976; HEIMBURGER et al. 1976; REICHARDT und POGGIO 1979). Sie dienen dem Erkennen von relativer Bewegung zwischen einem Objekt und einem optisch inhomogenen Hintergrund und möglicherweise der Mustererkennung. Da in der vorliegenden Untersuchung die Streifenmusterbewegungen immer vor einem optisch homogenen, schwarzen Hintergrund geboten wurden und da vor allen gereizten Bereichen eines Komplexauges das Streifenmuster in die gleiche Richtung bewegt wurde, hat dieses postulierte Detektorsystem für Relativbewegungen keinen Einfluß auf die experimentellen Ergebnisse.

5.2.2. Werden optomotorische Reaktionen durch ein Bewegungsdetektorsystem und ein Positionsdetektorsystem gesteuert?

Wenn das Konzept von der positionsunabhängigen, richtungsabhängigen Bewegungsdetektion einerseits und der richtungsunabhängigen Positionsdetektion andererseits grundlegende Mechanismen bei der Verarbeitung visueller Information beschreibt, so sollten sich auch die Ergebnisse von Experimenten in anderen, von REICHARDT und Mitarbeitern nicht angewandten Versuchssituationen voraussagen lassen. Im folgenden soll geprüft werden, ob dies zutrifft. Den Überlegungen sollen die experimentellen Daten von Tier 8 (Musca) zugrunde gelegt werden, da von diesem Versuchstier repräsentative Ergebnisse aus allen Versuchssituationen vorliegen. Es erscheint sinnvoll, dazu nicht die gemessenen Drehmomente um die Hochachse sondern die Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 heranzuziehen, denn diese sind unbeeinflußt von Sättigungserscheinungen im mechanischen System, die bei der Erzeugung des Drehmoments auftreten können (vgl. Kap. 4.1.3.).

Entsprechend dem dargestellten theoretischen Konzept läßt sich auch die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 bei Streifenmusterbewegungen in horizontaler Richtung nur vor einem Auge in einen Reaktionsanteil R und einen Reaktionsanteil P zerlegen. Dazu wird zunächst die Differenz der Spikeraten des kontralateralen und des ipsilateralen Muskels III1 gebildet:

$$(III1 \text{ kontra}) - (III1 \text{ ipsi}) = (III1^{*}) \qquad (5)$$

Bei progressiver Streifenmusterbewegung vor nur einem Auge ist - abgesehen von geringen Spontanaktivitäten und seltenen simultanen Spikeaktivitäten - nur der kontralaterale Muskel III1 aktiv. Die Differenz der Spikeaktivitäten gibt also praktisch nur die Spikeaktivität des kontralateralen Muskels III1 wieder:

$$\begin{aligned} A_{prog} &= (III1 \text{ kontra})_{prog} - (III1 \text{ ipsi})_{prog} \\ &= (III1^{*} \text{ kontra})_{prog} \\ &\approx (III1 \text{ kontra})_{prog} \end{aligned} \qquad (6)$$

Entsprechend gibt die Differenz der Spikeaktivitäten bei regressiver Streifenmusterbewegung vor nur einem Auge praktisch nur die Aktivität des ipsilateralen Muskels III1 wieder:

$$A_{reg} = (\text{ III1 kontra })_{reg} - (\text{ III1 ipsi })_{reg}$$
$$= (\text{ III1* ipsi })_{reg} \qquad (7)$$
$$= -(\text{ III1 ipsi })_{reg}$$

Bei dieser Rechnung erhält die Spikerate (III1* ipsi) ein negatives Vorzeichen. Dies entspricht der Vorzeichendefinition, da diese Spikeaktivität bewirkt, daß sich die Fliege von der Seite wegdreht, an der die Musterbewegung geboten wird. Nach Gleichungen (1) und (2) folgt:

$$R = 1/2\ (\ (\text{ III1* kontra })_{prog} - (\text{ III1* ipsi })_{reg}\ ) \qquad (8)$$

$$P = 1/2\ (\ (\text{ III1* kontra })_{prog} + (\text{ III1* ipsi })_{reg}\ ) \qquad (9)$$

bzw. nach Gleichungen (3) und (4):

$$A_{prog} = (\text{ III1* kontra })_{prog} = P + R \qquad (10)$$

$$A_{reg} = (\text{ III1* ipsi })_{reg} = P - R \qquad (11)$$

Das Pfeildiagramm in Abb. 21 veranschaulicht diese Aufteilung in die Reaktionsanteile P und R bei Musterbewegung in horizontaler Richtung vor nur einem Auge anhand der gemittelten Spikeraten der Steuermuskeln III1 L und III1 R von Tier 8.

Die Anwendbarkeit des Konzepts bei Streifenmusterbewegungen nur in horizontaler Richtung ist durch die Prämissen vorgegeben. Im folgenden soll diskutiert werden, ob dieses Konzept auch die Antworten auf Musterbewegungen in verschiedene Richtungen beschreibt. Dazu wird die Abhängigkeit der Reaktionsanteile P und R von der Bewegungsrichtung ermittelt. Die Reaktionen bei verschiedenen Laufrichtungswinkeln $\sphericalangle x^o$ müssen zerlegt werden nach :

$$R^{\sphericalangle}(\sphericalangle x^o) = 1/2\ (\ (\text{ III1* })_{\sphericalangle x^o} - (\text{ III1* })_{\sphericalangle x^o + 180^o}\ ) \qquad (12)$$

$$P\ (\sphericalangle x^o) = 1/2\ (\ (\text{ III1* })_{\sphericalangle x^o} + (\text{ III1* })_{\sphericalangle x^o + 180^o}\ ) \qquad (13)$$

mit $(\text{ III1* })_{\sphericalangle x^o} = (\text{ III1* })$ bei Musterbewegung in Richtung x^o.
Der richtungsabhängige Reaktionsanteil ändert nach dieser Berechnung in Abhängigkeit von $\sphericalangle x^o$ sein Vorzeichen, was durch $R^{\sphericalangle}$ gekennzeichnet wird.

Das Ergebnis der Zerlegung der gemittelten Spikeraten aus den Steuermuskeln III1 R und III1 L von Tier 8 bei Musterbewegung in verschiedene Richtungen vor nur einem Auge steht nicht im Widerspruch

zum Konzept von der Bewegungs- und Positionsdetektion (Abb. 21, gestrichelte Kurve; vgl. Abb. 13): Der Reaktionsanteil P (grob gestrichelte Gerade) ist nicht abhängig von der Bewegungsrichtung des Streifenmusters ($P(\sphericalangle x^{o}) = konst$), wie es zu erwarten ist, wenn P durch Verrechnung der Signale von einzelnen Sehelementen bestimmt wird. Es findet sich kein Hinweis darauf, daß P von der Orientierung des Streifenmusters abhängig ist. Symmetrische laterale Interaktionen scheinen danach in dieser experimentellen Situation bei der Positionsdetektion keinen maßgeblichen Einfluß zu haben. Die Abhängigkeit des Reaktionsanteils R^{*} von der Bewegungsrichtung ist durch die durchgezogene Kurve wiedergegeben. Die Abhängigkeit läßt sich näherungsweise beschreiben durch:

$R^{*}(\sphericalangle x^{o}) = -\sin \sphericalangle x^{o} \cdot R^{*}max$ mit $R^{*}max = R^{*}$ bei $\sphericalangle 270^{o}$

Eine solche Abhängigkeit läßt sich formal als Auswirkung eines bidirektional arbeitenden Bewegungsdetektorsystems beschreiben, dessen Vorzugsrichtung die horizontale Richtung ist und das - bezogen auf diese Vorzugsrichtung - eine etwa cosinusförmige Abhängigkeit von der Bewegungsrichtung aufweist. Auf die zugrunde liegende neurale Organisation kann jedoch aus dem Kurvenverlauf nicht geschlossen werden. Die Untersuchungen von BUCHNER (1976) zeigen, daß die Reaktionskomponente R auf die Wirkung von zwei bidirektionalen Elementarbewegungsdetektoren zurückgeführt werden muß. Ihre Vorzugsrichtungen sind im Winkel von $+30^{o}$ und -30^{o} in bezug auf die horizontale Symmetrieachse des hexagonalen Facettenrasters orientiert. Eine Studie, wie sich der Flügelschlag und die Körperhaltung bei optisch induzierten Drehreaktionen ändern, weist darüber hinaus darauf hin, daß beobachtete scheinbar bidirektionale Elementarbewegungsdetektoren möglicherweise grundsätzlich aus zwei antagonistisch wirkenden unidirektionalen Elementarbewegungsdetektoren bestehen (GÖTZ et al. 1979). - Die hier durchgeführte Analyse der experimentellen Daten bestätigt den kybernetischen Ansatz: Eine summarische Behandlung des Flugverhaltens, bei der die Änderung vieler Parameter wie Flügelschlagamplitude, Anstellwinkel usw. während progressiver und regressiver Streifenmusterbewegung in einen einzigen Meßwert R oder P eingehen, kann über die formale Struktur der Verrechnungssystems Aufschluß geben, nicht jedoch über die zugrundeliegende

neurale Organisation.

Geht man davon aus, daß die Bewegungs- und Positionsdetektorsysteme des rechten und des linken Komplexauges bei gleichzeitiger Reizung beider Augen additiv auf das neuromotorische Flugsteuersystem wirken, so sollten sich die Reaktionen in den einfachen und den komplexen visuellen Reizsituationen vorausberechnen lassen. Dazu werden in den Grafiken Aa bis Ac der Abb. 22 die Reaktionsanteile $P^{\pm}$ und $R^{\pm}$, die bei Reizung nur des rechten ($R^{\pm}_r$, $P^{\pm}_r$) oder nur des linken Auges ($R^{\pm}_l$, $P^{\pm}_l$) bei Tier 8 auftraten, gegen die Bewegungsrichtung des Streifenmusters vor dem rechten bzw. vor dem linken Auge aufgetragen. Die Werte für $P^{\pm}$ und $R^{\pm}$ sind der Abb. 21 entnommen unter Beachtung der Seitenbezeichnung zwischen den Komplexaugen und den Steuermuskeln III1. Dazu ist eine Änderung der Vorzeichendefinition notwendig: Für die Reaktionsanteile, die durch Reizung des rechten Auges erzeugt werden, gelten die bisherigen Definitionen, bei Reizung des linken Auges kehren sich die Vorzeichen um. Dies wird durch $\pm$ in $R^{\pm}$ und $P^{\pm}$ gekennzeichnet. Dann werden Drehreaktionen nach rechts bzw. die zugrundeliegenden Spikeaktivitäten positiv, Drehreaktionen nach links negativ gerechnet. Die Reaktionsanteile $P^{\pm}_r$ und $P^{\pm}_l$ haben so unterschiedliche Vorzeichen, sind jedoch dem Betrag nach gleich. Bei einer Addition der Reaktionsanteile, die vom rechten und vom linken Auge zur Gesamtreaktion beigesteuert werden (durchgezogene Kurve), kompensieren sich $P^{\pm}_r$ und $P^{\pm}_l$. Dies ist zu fordern, da die Musterbewegungen in symmetrischen Positionen rechts und links der Medianebene des Tieres geboten werden. Im folgenden müssen also nur noch die Reaktionsanteile $R^{\pm}$ betrachtet werden. In der Spalte B der Abb. 22 sind die aus der Addition von $R^{\pm}_r$ und $R^{\pm}_l$ resultierenden theoretischen Spikeraten denjenigen gegenübergestellt, die in der jeweiligen Reizsituation bei Tier 8 registriert wurden (gestrichelte Kurven). Dabei gilt:

$$(\text{III1 L}) - (\text{III1 R}) = (\text{III1 L*}) \approx (\text{III1 L})$$
$$\text{bei } (\text{III1 L}) \gg (\text{III1 R}) \qquad (14)$$
$$= (\text{III1 R*}) \approx - (\text{III1 R})$$
$$\text{bei } (\text{III1 R}) \gg (\text{III1 L}) \qquad (15)$$

Einfache visuelle Reizsituation I

In der Reizsituation I, in der durch Streifenmusterbewegung vor beiden Augen gleichzeitig eine Rotation um die Hochachse und um die Längsachse simuliert wird, stimmt der Verlauf der berechneten und der experimentell ermittelten Kurve gut überein (Abb. 22 Ba). Allerdings sind die Reaktionen durchweg deutlich schwächer als vorausgesagt. Eine Nicht-Additivität der Reaktionsanteile des rechten und des linken Auges wurde in der gleichen Reizsituation schon in Drehmoment-Messungen an Drosophila beobachtet (GÖTZ 1968). Dies konnte auf Sättigungserscheinungen im motorischen Output-System zurückgeführt werden. Bei der hier beobachteten Nicht-Additivität dagegen handelt es sich um ein neurales Phänomen. Die Nicht-Additivität könnte auf einer nicht-linearen Verrechnung von Bewegungsdetektorsignalen vom rechten und vom linken Auge beruhen. Das in Kap. 5.1. vorgeschlagene Modell zur Organisation des Flugsteuersystems erklärt dieses Phänomen dagegen durch den zusätzlichen Einfluß eines Bewegungsdetektorneurons, das bei Streifenmusterbewegung nach vorne vor dem ipsilateralen Auge hemmend wirksam wird (Ipsi-Reg-Hemmung-III1). Aufgrund der Daten aus dieser experimentellen Situation kann zwischen den beiden Alternativen nicht unterschieden werden.

Einfache visuelle Reizsituation II

In der Reizsituation II, in der durch Streifenmusterbewegung vor beiden Augen gleichzeitig eine Rotation um die Hochachse und eine Translation in vertikaler Richtung simuliert wird, stimmt der Verlauf der berechneten und der experimentell ermittelten Kurve nicht überein. Die theoretische Kurve entspricht in ihrem Verlauf derjenigen, die für Reizsituation I berechnet wird (vgl. Abb. 22 Ba, Bb, durchgezogene Kurven). Das heißt: Auch für die Reizsituation II wird nur eine Abhängigkeit von der simulierten Drehung um die Hochachse vorausgesagt. Die Spikeaktivitäten der Steuermuskeln sind dagegen am stärksten bei Streifenmusterbewegung nach kontralateral-oben (Abb. 22 Bb, gestrichelte Kurve). Dies gilt, wenn auch nicht so deutlich, auch für die Drehmomente um die Hochachse (vgl. Abb.10). Diese Abhängigkeit der Reaktionen von der Kombination der Laufrichtungswinkel kann nicht durch eine nicht-lineare Verrechnung der

Signale von je einem Bewegungsdetektorsystem des rechten und des linken Auges gedeutet werden: Nach dem Konzept von der Bewegungs- und Positionsdetektion können die Signale von den Bewegungsdetektoren des rechten und des linken Auges keine Information darüber enthalten, ob sich das rechte Streifenmuster in Richtung $\sphericalangle R = 330^{o}$ oder $\sphericalangle R = 210^{o}$ bewegt, bzw. ob sich das linke Streifenmuster in Richtung $\sphericalangle L = 30^{o}$ oder $\sphericalangle L = 150^{o}$ bewegt, denn diese Laufrichtungswinkel liegen symmetrisch zu den Vorzugsrichtungen $\sphericalangle R = 270^{o}$ bzw. $\sphericalangle L = 90^{o}$. Bei der Kombination von Laufrichtungswinkeln $\sphericalangle R = 330^{o}/\sphericalangle L = 30^{o}$ und der Kombination $\sphericalangle R = 210^{o}/\sphericalangle L = 150^{o}$ wirken also nach Betrag und Vorzeichen gleiche Bewegungsdetektorsignale auf das Flugsteuersystem. Unabhängig von der Art der Verrechnung müßte also dasselbe Verrechnungsresultat gebildet werden. In diesen beiden Reizsituationen sollten also gleich starke Reaktionen ausgelöst werden. Dies ist aber nicht der Fall. Daher muß geschlossen werden: Neben dem Bewegungsdetektorsystem, das nach dem Konzept von der Bewegungs- und Positionsdetektion die Reaktionen auf Streifenmusterbewegung vor nur einem Auge deuten kann (Abb. 21), muß in jedem Auge eine zweite, unabhängige Informationsquelle über die Bewegungsrichtung existieren. Die Vorzugsrichtung dieses zur Deutung der experimentellen Ergebnisse zusätzlich zu fordernden Bewegungsdetektorsystems muß sich von den Vorzugsrichtungen des ersten Systems ($270^{o}/90^{o}$) unterscheiden. Das in Kap. 5.1. vorgeschlagene Modell erklärt die hier diskutierten Befunde mit dem Einfluß eines Bewegungsdetektorsystems, das bei Streifenmusterbewegung nach hinten-oben stark erregend wirksam wird (Progressiv-Zusatz-Erregung). Auf diesen Einfluß wurde aus einer Reihe unabhängiger experimenteller Ergebnisse geschlossen. Die Stärke der Reaktion in der Reizsituation II wird außerdem mitbestimmt durch die Ipsi-Reg-Hemmung-III1 und die Zusatz-Hemmung (siehe Kap. 5.1.5.). - Die oben angeführte theoretische Überlegung, daß bei Musterbewegungen in die Richtungen 210^{o} und 330^{o} der gleiche Reaktionsanteil $R^{\pm}$ induziert wird, wird nicht quantitativ durch die experimentellen Daten bestätigt (siehe Abb. 21, durchgezogene Kurve). Der Reaktionsanteil $R^{\pm}$ ist bei Musterbewegung nach hinten-oben vor einem Auge ($\sphericalangle 330^{o}$) deutlich größer als bei Musterbewegung nach hinten-unten ($\sphericalangle 210^{o}$). Diese Abweichung vom theoretischen sinus- bzw. cosinusförmigen Ver-

lauf der Kurve zeigt, daß auch bei Streifenmusterbewegung nach hinten-oben vor nur einem Auge die Progressiv-Zusatz-Erregung, d.h. ein zweites Bewegungsdetektorsystem, wirksam ist (vgl. Kap. 4.1.4. und Abb. 14).

Einfache visuelle Reizsituationen III und IV

In den einfachen visuellen Reizsituationen III und IV wird keine Rotation um die Hochachse simuliert. Nach dem Konzept von der Bewegungs- und Positionsdetektion ist vorauszusagen, daß die Reaktionsanteile $R^{\pm}_{r}$ und $R^{\pm}_{l}$, die durch Musterbewegung vor dem rechten und dem linken Auge induziert werden, bei jeder auftretenden Kombination von Bewegungsrichtungen den gleichen Betrag, aber unterschiedliche Vorzeichen haben sollten. Sie sollten sich also kompensieren, so daß keine Gesamtreaktion resultiert. Die Experimente zeigen jedoch, daß bei Streifenmusterbewegung nach hinten-oben vor einem oder vor beiden Augen die Steuermuskeln III1 stark erregt werden können (Abb. 11 und 12). Diese Auswirkung der Porgressiv-Zusatz-Erregung wird nicht vorausgesagt. Es ist jedoch fraglich, ob unter diesen Reizbedingungen im zeitlichen Mittel ein Drehmoment um die Hochachse erzeugt wird (siehe Kap. 4.1.3.).

Komplexe visuelle Reizsituationen

In der komplexen visuellen Reizsituation wird durch die progressive Streifenmusterbewegung vor einem Auge immer ein konstanter Reaktionsanteil $R^{\pm}$ induziert ($R^{\pm}_{r}$ in Abb. 22 Ac). Durch eine Streifenmusterbewegung in verschiedene Richtungen vor dem anderen Auge wird ein Reaktionsanteil $R^{\pm}_{l}$ erzeugt, dessen Betrag und Vorzeichen von der Bewegungsrichtung abhängig ist. Bei einer additiven Verrechnung der Bewegungsdetektorsignale, die nach dem Konzept von der Bewegungs- und Positionsdetektion für $R^{\pm}_{r}$ und $R^{\pm}_{l}$ verantwortlich sind, sollte die Gesamtreaktion auf Streifenmusterbewegung nach rechts vor beiden Augen deutlich größer sein als der Reaktionsanteil $R^{\pm}_{r}$ (vgl. durchgezogene Kurve und gestrichelte Gerade in Abb. 22 Bc bei $\measuredangle L = 90^{o}$). Die experimentell ermittelten Reaktionen sind aber zwischen $\measuredangle L = 60^{o}$ und 120^{o} deutlich schwächer als $R^{\pm}_{r}$. Dies könnte nur dann als Auswirkung einer nicht-linearen Verrechnung der Bewegungsde-

tektorsignale vom rechten und vom linken Auge gedeutet werden, wenn die experimentelle Kurve spiegelbildsymmetrisch verläuft in bezug auf den Abszissenwert $\sphericalangle L = 90^{o}$, d.h. in bezug auf die Vorzugsrichtung des Bewegungsdetektorsystems im linken Auge. Denn da das Ausgangssignal dieses hypothetischen Bewegungsdetektors vom Sinus des Laufrichtungswinkels abhängt, sollten bei $\sphericalangle L = (90^{o} - x^{o})$ und bei $(90^{o} + x^{o})$ nach Betrag und Vorzeichen gleiche Signale auf die Verrechnungsstelle einwirken. Die meisten Experimente zeigen jedoch, daß die Kurven für die Spikeraten in der komplexen visuellen Reizsituation nicht symmetrisch verlaufen in bezug auf denjenigen Abszissenwert, bei dem bei Reizung nur des ipsilateralen Auges die Steuermuskeln III1 am stärksten reagieren (siehe Abb. 22 Bc, vgl. auch Kap. 4.1.5., Abb. 15 Bb, Cb). Durch nicht-lineare Verrechnung der Ausgangssignale je eines Bewegungsdetektorsystems in jedem Auge können die experimentellen Kurven also nicht gedeutet werden. Vielmehr sind an der Bildung der Erregungsmuster der Steuermuskeln III1 offensichtlich mehrere Signale beteiligt, die Informationen über die Bewegungsrichtung des Streifenmusters beinhalten.

In dem Modell zum Flugsteuersystem, das in Kap. 5.1. vorgeschlagen wurde, werden die Ergebnisse in dieser komplexen visuellen Reizsituation so gedeutet, daß ein zusätzliches Bewegungsdetektorneuron bei Musterbewegungen in Richtung 30^{o} bis 150^{o} vor dem ipsilateralen Auge hemmend die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 beeinflußt (Ipsi-Reg-Hemmung-III1). Aufgrund der Überlagerung von Ipsi-Reg-Erregung-III1 und Ipsi-Reg-Hemmung-III1 kann die Vorzugsrichtung des Bewegungsdetektors, der die Ipsi-Reg-Hemmung-III1 ausübt, nicht genau ermittelt werden (siehe Kap. 4.1.5.).

Die Abweichung des theoretischen Kurvenverlaufs von dem in der komplexen visuellen Reizsituation experimentell ermittelten Kurvenverlauf bei $\sphericalangle L = 270^{o}$ bis 330^{o} (siehe Abb. 22 Bc) kann nur durch den Einfluß des zusätzlichen Bewegungsdetektorsystems erklärt werden, welches die Progressiv-Zusatz-Erregung ausübt.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Die Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor nur einem Auge stehen in Übereinstimmung mit dem Konzept, daß Bewegungsdetektion und Positionsdetektion die Grundlage der Flugsteuerung bilden. Die Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen vor beiden Augen des Versuchstieres in einfachen und komplexen visuellen Reizsituationen lassen sich jedoch mit der Wirkung nur eines Bewegungsdetektorsystems in jedem Auge nicht richtig voraussagen. Auch mit der Annahme einer nicht-linearen Verrechnung der Signale, die vom rechten und vom linken Auge auf das Flugsteuersystem wirken, lassen sich die experimentellen Ergebnisse mit diesem Konzept von der Bewegungs- und Positionsdetektion nicht vollständig deuten. Es müssen vielmehr zwei zusätzliche bewegungssensitive, richtungsspezifische Systeme angenommen werden. Eines dieser Systeme wirkt bei Streifenmusterbewegung nach vorne hemmend auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 (Ipsi-Reg-Hemmung-III1), das andere wirkt erregend bei Bewegung nach hinten-oben (Progressiv-Zusatz-Erregung). Die Annahme, daß die in Abb. 20 schematisch dargestellten erregenden und hemmenden Einflüsse auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 als Wirkungen von Bewegungsdetektorneuronen zu deuten sind, wird durch den Vergleich der theoretischen und der experimentellen Kurven gestützt.

5.2.3. Eine Alternativhypothese: Flugsteuerung durch Verrechnung mehrerer positionsabhängiger Bewegungsdetektorsignale

In der Diskussion der Ergebnisse der Experimente in der komplexen visuellen Reizsituation (siehe S. 95 ff) und besonders der Experimente in der Reizsituation II (siehe S. 93 ff) wurde gezeigt, daß mehr als ein Bewegungsdetektorsystem in jedem Auge an der Flugsteuerung beteiligt ist. Es stellt sich die Frage, ob unter diesen Voraussetzungen ein zusätzliches, neural eigenständiges Positiondetektorsystem zur Deutung der experimentellen Ergebnisse gefordert werden muß. Nach den vorliegenden Befunden wird der Reaktionsanteil P, d.h. die Differenz der Reaktionsstärken bei progressiver und regressiver Streifenmusterbewegung, zumindest entscheidend mitbestimmt durch zwei bewegungs- und richtungsabhängige Einflüsse: durch die Hemmung, die bei regressiver Bewegung wirksam wird (Ipsi-Reg-Hemmung-III1) und durch die zusätzliche Erregung bei

progressiver Bewegung (Progressiv-Zusatz-Erregung). Auch die Ipsi-Reg-Erregung-III1 und die Kontra-Prog-Erregung-III1 könnten in unterschiedlichem Ausmaß die Aktivität der Steuermuskeln beeinflussen. Da sich die erregenden und hemmenden Einflüsse überlagern, konnte dies jedoch nicht experimentell überprüft werden. Nach den Ergebnissen dieser Untersuchung ist es denkbar, daß der Reaktionsanteil P, der die Hinwendung zu einem Objekt bewirkt, nur aus der Verrechnung von denjenigen bewegungs- und richtungsabhängigen Signalen resultiert, mit denen sich auch die optomotorischen Reaktionen in einfachen und komplexen visuellen Reizsituationen deuten lassen. Die Annahme eines neural eigenständigen Positionsdetektorsystems zur Deutung des Reaktionsanteils P erscheint nicht notwendig. Diese Vorstellung stellt die starke Trennung von Fixationsverhalten und optomotorischer Flugsteuerung in Frage. Fixation eines einfachen Objekts und die klassische optomotorische Reaktion sind nach der hier vorgeschlagenen Hypothese nur zwei verschiedene Ausdrucksformen eines einzigen Steuerverhaltens. Die unterschiedlichen Reaktionsweisen werden nicht durch zwei verschiedene neurale Systeme bestimmt, sondern durch die experimentelle Situation. - Diese Hypothese macht jedoch keine Aussagen über die Erkennung von Objekten vor einem bewegten Hintergrund oder die spontane Bevorzugung bestimmter Muster bei der Fixation (vgl. REICHARDT und POGGIO 1976, 1980; POGGIO und REICHARDT 1976).

Die Hypothese, daß Fixationsreaktionen und optomotorische Reaktionen ohne Beteiligung eines Positionsdetektorsystems nur duch Verrechnung mehrerer Bewegungsdetektorsignale ausgeführt werden, ist nur dann haltbar, wenn folgende experimentelle Befunde deutbar sind:

1. Der Reaktionsanteil P ist stark abhängig von der Position, an der die Bewegung wahrgenommen wird (REICHARDT 1973; GEIGER und POGGIO 1975; WEHRHAHN 1978 b): Eine Positionsabhängigkeit der Progressiv-Regressiv-Asymmetrie kann ohne ein Positionsdetektorsystem dadurch zustande kommen, daß die verschiedenen, gleichzeitig wirkenden Signale der bewegungssensitiven, richtungsspezifischen Systeme positionsabhängig sind. Dafür sprechen folgende Argumente: a) Die Ausgangssignale von Bewegungsdetektoren, die nach dem Korrelationsmodell arbeiten, können durchaus abhängig sein von der Position der

wahrgenommenen Bewegung (REICHARDT 1973; POGGIO und REICHARDT 1973 b). b) Die Spikeaktivitäten von richtungssensitiven, bewegungsempfindlichen Neuronen der Lobula und Lobula plate sind abhängig von der Position, an der der Bewegungsreiz geboten wird (BISHOP et al. 1968; McCANN und FOSTER 1971; ECKERT und BISHOP 1978; ECKERT 1980). c) Die in dieser Untersuchung durchgeführten Experimente mit Streifenmusterbewegungen in verschiedenen Teilbereichen des Projektorschirmes weisen darauf hin, daß die Stärke der Kontra-Prog-Erregung-III1 und der Ipsi-Reg-Hemmung-III1 vom gereizten Augenareal abhängt (siehe Kap. 4.1.6.). Eine starke Positionsabhängigkeit der Antworten auf progressive Streifenmusterbewegung wurde auch in Drehmoment-Messungen an Musca registriert (WERHAHN und HAUSEN 1980). Die Progressiv-Zusatz-Erregung wird nahezu mit Sicherheit von dem bewegungssensitiven, richtungsspezifischen System ausgeübt, das auch den Auftrieb und den Vortrieb steuert (siehe Kap. 5.1.4.). Dieses System, d.h. also auch die Progressiv-Zusatz-Erregung, ist nach den Untersuchungen von WEHRHAHN (1978 a) ebenfalls deutlich positionsabhängig. - Auf das neuromotorische Flugsteuersystem wirken also die positionsabhängigen Signale mehrerer bewegungssensitiver, richtungsspezifischer Neurone ein. Wenn aus der Verrechnung der positionsabhängigen Signale bei progressiver und bei regressiver Bewegung unterschiedliche Positionsabhängigkeiten resultieren, muß auch der Reaktionsanteil P positionsabhängig sein. Der Reaktionsanteil R dagegen, muß nicht notwendigerweise positionsunabhängig sein, wie es das Konzept fordert, das der Aufteilung in die beiden Reaktionsanteile zugrunde liegt. Tatsächlich kann eine leichte Positionsabhängigkeit des Reaktionsanteils R beobachtet werden (WEHRHAHN 1978 b, siehe dort Abb. 3 A).

2. Eine positionsabhängige Drehmoment-Reaktion läßt sich nicht nur durch einen Bewegungsreiz sondern auch durch stationäres Flickerlicht auslösen (PICK 1974, 1976): Diese Reaktion könnte ohne Beteiligung eines getrennten Positionsdetektorsystems nur durch Bewegungsdetektorsysteme hervorgerufen werden. Dafür sprechen folgende Argumente: a) "...1-input flicker detectors are generated...by almost all physiological movement detectors" (REICHARDT und POGGIO 1979). b) Bewegungsdetektorneurone der optischen Loben von Fliegen können

sowohl auf Einschalten als auch auf Ausschalten eines stationären Lichtes mit einer Erhöhung der Spikerate reagieren (BISHOP et al. 1968; McCANN und DILL 1969; McCANN 1973). Durch Helligkeitsmodulationen eines stationären Lichtflecks wird auch die Spikerate moduliert (GESTRI et al. 1980). Andererseits zeigen neueste Untersuchungen von WEHRHAHN und HAUSEN (1980), daß die von PICK (1974, 1976) beschriebene Wirkung von Flickerlicht sehr langsam einsetzt und bei einer Reizdauer von bis zu 2 Sekunden die Flugsteuerung nicht entscheidend beeinflussen kann. Insgesamt kann geschlossen werden, daß die Ergebnisse der Experimente mit Flickerlicht nicht im Widerspruch zu der hier vorgeschlagenen Hypothese stehen.

3. Die Reaktionsanteile P und R sind in unterschiedlicher Weise von verschiedenen Reizparametern abhängig (siehe Kap. 5.2.1.). Dieser Befund war ausschlaggebend dafür, daß die Reaktionsanteile P und R und die diesen Anteilen zugrunde liegenden Verrechnungsmechanismen zwei getrennten neuralen Systemen zugeschrieben wurden - einem Bewegungsdetektorsystem und einem Positionsdetektorsystem (GEIGER und POGGIO 1975). Eine unterschiedliche Abhängigkeit der Reaktionsanteile P und R von Reizparametern ist jedoch auch dann möglich, wenn die Reaktionen durch eine Verrechnung von mehreren Signalen gesteuert werden, die in unterschiedlicher Weise von den Parametern des Bewegungsreizes abhängen. Dies soll an einem Beispiel verdeutlicht werden: Angenommen, sowohl bei progressiver als auch bei regressiver Streifenmusterbewegung wirken solche Bewegungsdetektorneurone erregend auf die Aktivität der jeweiligen Steuermuskeln, die im oberen und unteren Augenbereich gleich empfindlich auf Musterbewegungen reagieren. Bei regressiver Streifenmusterbewegung wirke zusätzlich ein Bewegungsdetektorneuron hemmend auf die Aktivität der Steuermuskeln (vgl. Ipsi-Reg-Hemmung-III1). Dieses Neuron reagiere nahezu nur auf Streifenmusterbewegungen im unteren Augenbereich. Dann wäre der Reaktionsanteil R sowohl im oberen als auch im unteren Augenbereich auslösbar, der Reaktionsanteil P dagegen nur im unteren Augenbereich, wie es tatsächlich beobachtet wird (REICHARDT 1973; GEIGER und POGGIO 1975; WEHRHAHN 1978 b). Ein Positionsdetektorsystem im unteren Augenbereich braucht dann zur Deutung des Reaktionsanteils P nicht ange-

nommen zu werden. Die anderen Unterschiede zwischen P und R könnten in ähnlicher Weise zustande kommen, wenn der Einfluß von Bewegungsdetektorneuronen sich teilweise mit dem Alter der Fliege ändert, wenn sie sich in der Intensitätsabhängigkeit unterscheiden und wenn einige nur dann reagieren, falls auch die Rhabdomeren 7/8 gereizt werden (vgl. Kap. 5.2.1.).

Aufgrund neuester Befunde kommen WEHRHAHN und HAUSEN (1980) ebenfalls zu dem Schluß, daß nicht ein eigenständiges Positionsdetektorsystem für das Fixationsverhalten verantwortlich ist. Sie weisen eine starke Positionsabhängigkeit der Antworten auf progressive Streifenmusterbewegung nach. Eine Positionsabhängigkeit der Antworten auf regressive Streifenmusterbewegung wird vermutet, konnte aber aufgrund der starken Variabilität der Drehmoment-Reaktionen nicht nachgewiesen werden. Es wird angenommen, daß die "Horizontalzellen" der Lobula plate optisch induzierte Wendungen und damit auch das Fixationsverhalten steuern. Diese Neurone antworten stark auf progressive Streifenmusterbewegung vor dem ipsilateralen Auge und schwächer auf regressive Bewegung vor dem kontralateralen Auge (HAUSEN 1976 a, b). Die Antworten sind in ähnlicher Weise von der Position des gebotenen Bewegungsreizes abhängig wie die Drehmomente um die Hochachse (WEHRHAHN und HAUSEN 1980). Diese Hypothese wird gestützt durch Befunde an der Drosophila Mutante omb^{H31} (HEISENBERG et al. 1978), bei der die Horizontalzellen stark reduziert sind oder fehlen. Dadurch ist sowohl das optomotorische Verhalten als auch das Fixationsverhalten stark gestört.

Die von WEHRHAHN und HAUSEN entwickelte Hypothese steht mit der hier vorgeschlagenen Hypothese dann in Einklang, wenn in den Horizontalzellen oder in Neuronen, die diesen Zellen vorgeschaltet sind, schon die Verrechnung verschiedener erregender und hemmender Einflüsse erfolgt. Wenn aber auf dieser neuralen Ebene die verschiedenen Einflüsse noch nicht verrechnet sind, kann die Aktivität der Horizontalzellen z.B. nicht erklären, warum Fixation bevorzugt durch Reizung des unteren Augenbereichs auslösbar ist, oder warum der Reaktionsanteil P im Gegensatz zu R nur ausgelöst wird, wenn auch die Rhabdomeren R 7/8

gereizt werden. Die Befunde, die auf die Existenz zweier getrennter neuraler Systeme hinwiesen, können nur dann ohne die Annahme eines Positionsdetektorsystems gedeutet werden, wenn die Flugsteuerung auf der Verrechnung mehrerer Bewegungsdetektorsignale basiert, die in unterschiedlicher Weise von den betreffenden Reizparametern abhängen.

Die hier vorgeschlagene Hypothese greift die von REICHARDT (1973) ursprünglich vertretene Vorstellung wieder auf, daß Flugsteuerung zurückgeführt werden kann auf "...die Perzeption gesehener Bewegung ..., die nur in ihren quantitativen Eigenschaften...vom Ort der gereizten Rezeptoren im Komplexauge abhängt." Die Ergebnisse dieser Untersuchung zeigen, daß die Signale mehrerer bewegungs- und richtungsabhängiger Systeme teils erregend und teils hemmend auf das Flugsteuersystem einwirken. Wenn diese Signale in unterschiedlicher Weise von verschiedenen Reizparametern abhängen, können Befunde, die auf ein Bewegungsdetektorsystem und ein neural getrenntes Positionsdetektorsystem hinzudeuten scheinen, ohne die Annahme eines eigenständigen Positionsdetektorsystems gedeutet werden. Es wird angenommen, daß die erregenden und hemmenden Einflüsse auf das Flugsteuersystem von bewegungssensitiven, richtungs- und positionsempfindlichen Neuronen der optischen Ganglien ausgeübt werden.

Die vorgeschlage Hypothese wirft einerseits neue Fragen über die Eigenschaften der bewegungssensitiven Neurone in den optischen Ganglien von Fliegen auf. Um die neurale Organisation des Flugsteuersystems aufklären zu können, muß andererseits in weiteren Untersuchungen ermittelt werden, in welcher Weise die verschiedenen erregenden und hemmenden Einflüsse auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln von der Position und anderen Parametern des Bewegungsreizes abhängen. Dann könnte eine Identifizierung dieser Einflüsse als Wirkung der Aktivität bestimmter Bewegungsdetektorneurone der optischen Ganglien möglich werden.

6 . Abbildungen

Abb. 1 : Vortrieb/Drehmoment-Meßapparatur
D : Drehmoment-Transducer, Q : Quertrieb-Transducer, V: Vortrieb-Transducer. a : Glaskapillare; b : Adapterstück; c : horizontaler Hebelarm des Adapterstücks; d : vertikaler Hebelarm des Adapterstücks; e : Stahlspitzen an den Enden des horizontalen Adapterarms; f : Rubin-Lager, die auf die Kristalle des Drehmoment- und des Vortrieb-Transducers geklebt sind; g : Blattfedern, Aufhängung des Drehmoment-Transducers; h : Blattfeder, die den vertikalen Hebelarm des Adapterstücks am Quertrieb-Transducer in Position hält; i : Stahlspitze zur Lagerung des vertikalen Hebelarms des Adapterstücks auf dem Kristall des Quertrieb-Transducers; k : Anschlußdrähte der Transducer-Elemente.

A : Gesamtansicht der Vortrieb/Drehmoment-Meßapparatur mit Versuchstier (Calliphora).
B : Spitzenlagerung des horizontalen Adapterarms zwischen den Kristallen des Drehmoment-Transducers und des Vortrieb-Transducers in der Sicht von oben (optischer Schnitt).
C : Spitzenlagerung des vertikalen Adapterarms auf dem Kristall des Quertrieb-Transducers in der Sicht von oben (optischer Schnitt).

Wird vom fliegenden Tier Vortrieb erzeugt, so wirkt auf den Vortrieb-Transducer (V) eine Kraft in Pfeilrichtung (siehe B). Erzeugt das Versuchstier Drehmomente um seine Hochachse, so wird über den horizontalen Hebelarm (c) des Adapterstücks eine Kraft in eine der Pfeilrichtungen auf den Drehmoment-Transducer ausgeübt (siehe B). Die Lagerung des vertikalen Adapterarms (d) auf dem Quertrieb-Transducer (Q) (siehe C) verhindert, daß sich das Adapterstück (b) und damit das Versuchstier um die Achse drehen kann, die durch die Spitzenlager auf dem Drehmoment-Transducer (D) und dem Vortrieb-Transducer (V) gebildet wird. Das Signal des Quertrieb- Transducers (Q) dient nur zu Justier- und Eichzwecken.

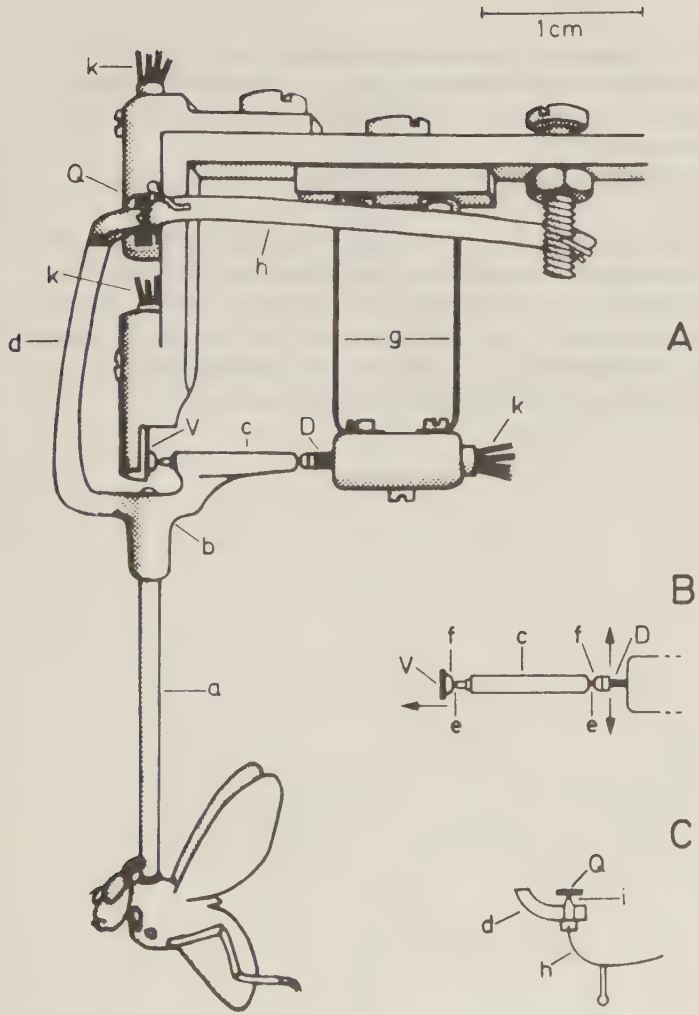
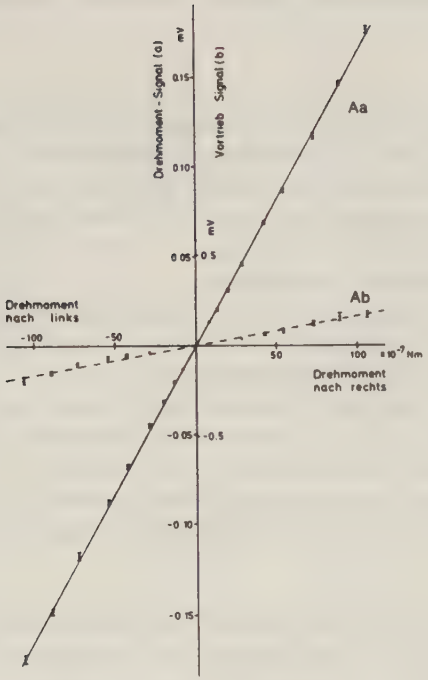


Abb. 1

Abb. 2 : Eichung der Vortrieb/Drehmoment-Apparatur
A : Abhängigkeit des Drehmoment-Signals (a, durchgezogene Gerade) und des Vortrieb-Signals (b, gestrichelte Gerade) vom Drehmoment um die Hochachse.
B : Abhängigkeit des Vortrieb-Signals von der Vortriebskraft

Die vertikalen Balken geben die Standardabweichung der Eichmeßwerte an. Die Meßsignale sind weit über den im Experiment relevanten Bereich hinaus linear abhängig von den Kräften, die auf die Transducer-Elemente wirken. Die Änderung des Vortrieb-Signals in Abhängigkeit von Drehmomenten um die Hochachse (Aa) ist so gering, daß sie im Experiment vernachlässigt werden kann (siehe Text).


Drehmoment - Signal (a)
mV
0.15
0.10
0.05
0.5
Vortrieb Signal (b)
mV
Aa
Ab
Drehmoment
nach links
-100
-50
50
100
$\pm 10^{-9}$ Nm
Drehmoment
nach rechts
-0.05
-0.5
-0.10
-0.15

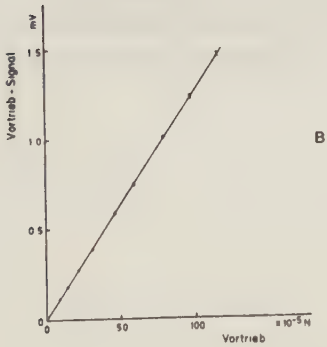

Vortrieb - Signal
mV
1.5
1.0
0.5
0
50
100
$\pm 10^{-5}$ N
Vortrieb
B

Abb. 2

Abb. 3 : Ergebnisse eines Tests auf mechanisches Übersprechen in der Vortrieb/Drehmoment-Apparatur

Eine Eichkraft von 117×10^{-5} N wirkt als Quertriebskraft (A), als Vortriebskraft (B) und als Auftriebskraft (C) auf das Ende der Glaskapillare in der Vortrieb/Drehmoment-Meßapparatur:
a : Schemazeichnung der Meßapparatur. Die Pfeile geben an, in welche Richtungen die Eichkraft auf das Ende der Glaskapillare (= Anklebepunkt des Versuchstieres im Experiment) wirkt (vgl. Abb. 2 A, a).
b : Signale des Quertrieb-Transducers.
Die Schwingungen des Signals in B und C wurden durch leichtes Pendeln des zur Eichung angehängten Gewichtsstücks verursacht.
c : Signale des Drehmoment-Transducers.
d : Signale des Vortrieb-Transducers. Die teilweise sehr starke Temperaturdrift des Signals wurde dadurch hervorgrufen, daß während des Anhängens des Eich-Gewichtsstücks die Apparatur durch die ausgeatmete Luft des Experimentators aufgewärmt wurde.
e) ↓ : Anhängen des Eich-Gewichtsstücks, ↑ : Abheben des Eich-Gewichtsstücks.

Die Amplituden des Quertriebsignals in Ab und des Vortrieb-Signals in Ad sind nicht vollständig dargestellt. Das Drehmoment-Signal (c) ist nicht abhängig von Änderungen der Quertriebskraft (A), der Vortriebskraft (B) und der Auftriebskraft (C). Die Abhängigkeit des Vortrieb-Signals (d) von der Quertriebskraft (A) und der Auftriebskraft (C) ist vernachlässigbar gering.

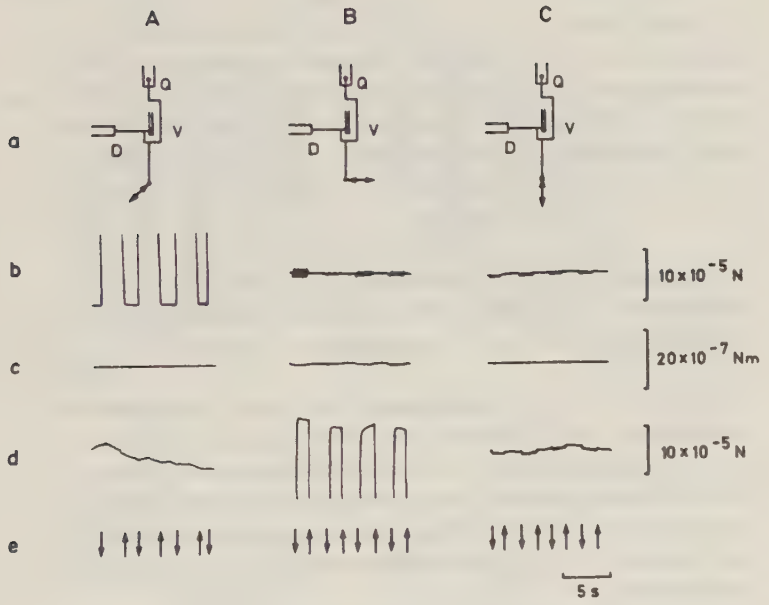


Abb. 3

Abb. 4 : Aufbau der Apparatur zur optischen Reizung des Versuchstieres.

A : Das Versuchstier fliegt fixiert vor zwei Streifenmusterprojektoren (Höhe = Breite $\beta = 65^{\circ}$; Musterwellenlänge λ = ca. 18°; Mustergeschwindigkeit $\omega = 68^{\circ}/s$; Kontrastfrequenz ω/λ = ca. 3,8 Hz; Kontrast des Streifenmusters: 82 %). Die Projektorschirmflächen bilden miteinander einen Winkel $\alpha = 90^{\circ}$. Im frontalen Bereich des visuellen Feldes der Fliege werden keine Bewegungsreize geboten ($\gamma = 26^{\circ}$). K = Körperlängsachse.

Die Pfeile auf den Projektorschirmflächen geben die Bewegungsrichtungen der Streifenmuster für den Fall an, daß die Fliege durch Musterbewegungen nach rechts vor beiden Augen gereizt wird.

B : Definition der Laufrichtungswinkel $\sphericalangle R$ und $\sphericalangle L$. Durch Drehen der Streifenmuster um die Zentren Z der Projektorschirme (siehe A) können die Bewegungsrichtungen in 30°-Schritten variiert werden. Die Streifen bleiben dabei immer senkrecht zu den Bewegungsrichtungen orientiert, die durch die Pfeile auf den Projektorschirmflächen wiedergegeben sind. Die Laufrichtungswinkel $\sphericalangle R$ und $\sphericalangle L$ sind folgendermaßen definiert:

Musterbewegung nach oben : $\sphericalangle R$ bzw. $\sphericalangle L = 0^{\circ}$
Musterbewegung nach vorne : $\sphericalangle R$ bzw. $\sphericalangle L = 90^{\circ}$
Musterbewegung nach unten : $\sphericalangle R$ bzw. $\sphericalangle L = 180^{\circ}$
Musterbewegung nach hinten : $\sphericalangle R$ bzw. $\sphericalangle L = 270^{\circ}$

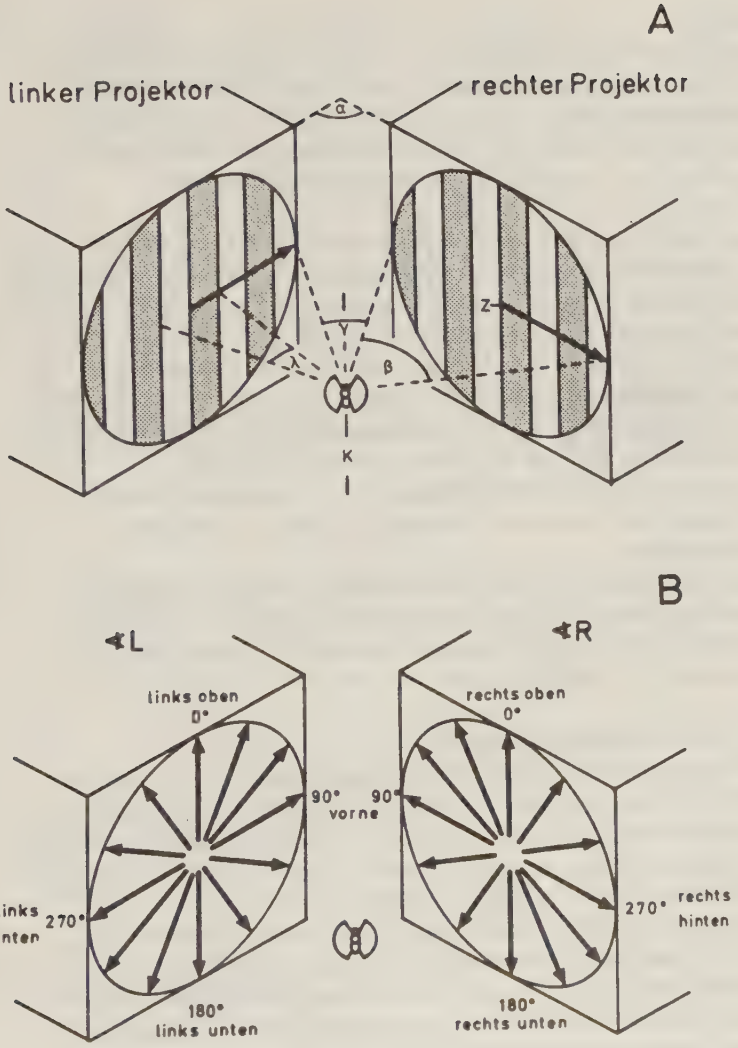

A
linker Projektor
rechter Projektor
α
Z
β
K
B
L
R
links oben
0°
90°
vorne
90°
links
hinten
270°
180°
links unten
rechts oben
0°
270°
rechts
hinten
180°
rechts unten

Abb. 4

Abb. 5 : In den einfachen visuellen Reizsituationen I - IV werden durch Streifenmusterbewegungen vor beiden Augen des Versuchstieres Bewegungen der Umwelt relativ zum Tier simuliert, die auch im Freiflug auftreten können. Die von der Fliege wahrgenommenen Bewegungen lassen sich in verschiedene Bewegungskomponenten zerlegen.

Abszissen : Kombination der Laufrichtungswinkel ∢R und ∢L, die in den Reizsituationen I - IV eingestellt werden. Die Pfeile unter den Abszissen geben an, in welche Richtungen das rechte und das linke Streifenmuster bei den verschiedenen Kombinationen bewegt werden.
Ordinaten : Drehsinn bzw. Richtung sowie relative Geschwindigkeit der Komponenten des visuellen Bewegungsreizes.
durchgezogene Kurven : Rotationsbewegung um die Hochachse; Ordinatenwerte positiv: Rotation nach rechts, negativ: nach links
gepunktete Kurven : Rotationsbewegung um die Längsachse; Ordinatenwerte positiv: Rotation im Uhrzeigersinn, negativ: gegen den Uhrzeigersinn
gestrichelte Kurven : Translationsbewegung in vertikaler Richtung; Ordinatenwerte positiv: Translation nach oben, negativ : nach unten
x-Kurven : Translationsbewegung in horizontaler Richtung; Ordinatenwerte positiv: Translation nach vorne, negativ: nach hinten

Die Schemazeichnungen der Projektorschirme links oberhalb der Grafiken geben eine für die jeweilige Reizsituation I - IV typische Kombination von Bewegungsrichtungen des rechten und des linken Streifenmusters wieder (siehe Pfeile auf den Projektorschirmflächen; l: links, r: rechts, v: vorne, o: oben, h: hinten, u: unten). Die ausgefüllten Pfeile am Rand der Projektorschirmflächen geben an, in welche Richtung die Streifenmuster beim Übergang von einer Kombination von Laufrichtungswinkeln auf die nächste Kombination zwischen den einzelnen Durchläufen des Reizprogramms gedreht werden (siehe Text). Die Pfeile im dreidimensionalen Koordinatensystem rechts oberhalb der Grafiken fassen zusammen, welche Bewegungen der visuellen Umwelt relativ zum Koordinatensystem des Versuchstieres in den einfachen visuellen Reizsituationne I - IV simuliert werden (x: Querachse, y: Hochachse, z: Längsachse).

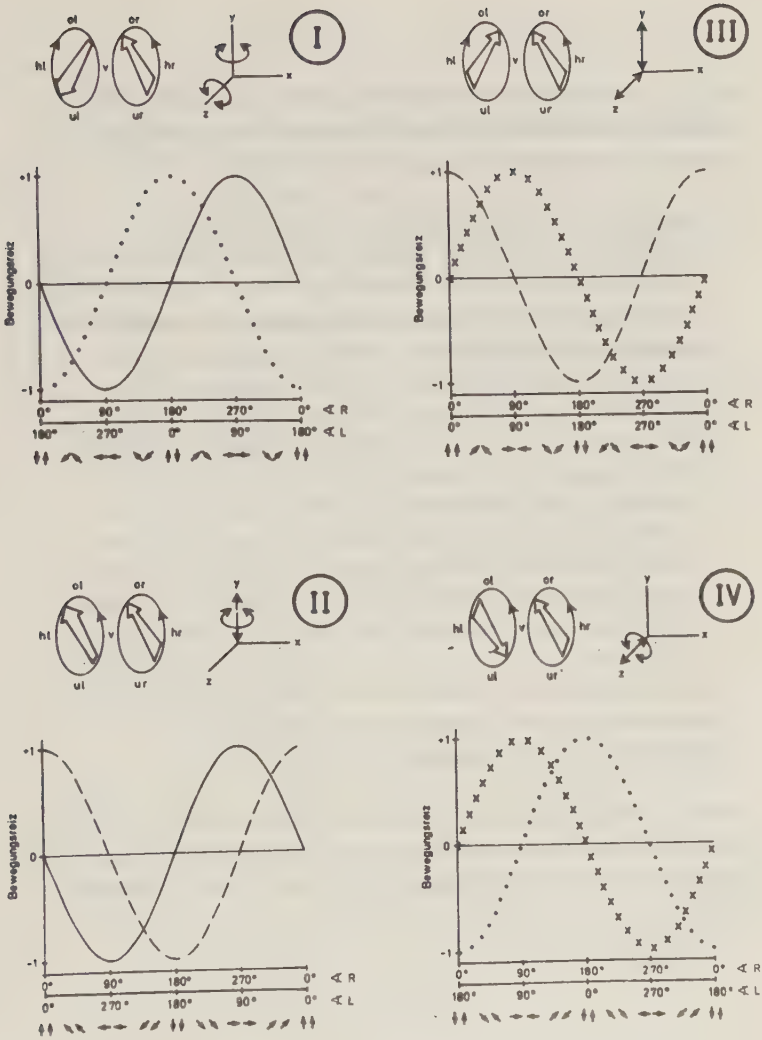

I
II
III
IV
ol
or
hl
hr
ul
ur
y
x
z
Bewegungsreiz
+1
0
-1
0°
90°
180°
270°
∢ R
∢ L

Abb. 5

Abb. 6 : Originalregistrierungen der Spikeaktivitäten von Steuermuskeln, des Drehmoments um die Hochachse und des Vortriebs im Flug ohne Bewegungsreize.

A : Registrierung von Tier 8 (Musca), vgl. Abb. 7 A.

B : Registrierung von Tier 23 (Calliphora), vgl. Abb. 7 B. Die Fliege beendete in der 19. Sekunde der Registrierung einen Flug (1. Pfeil unter der Zeile Bd); sie flog jedoch nach 2 Sekunden spontan weiter (2. Pfeil).

a : Ableitung aus dem Steuermuskel III1 der rechten Thoraxseite, gefiltert mit f_u = 1 kHz (III1 R: große Spikes; die kleinen Spikes stammen aus dem Muskel I1 R).

b : Ableitung aus dem Steuermuskel III1 der linken Thoraxseite, gefiltert mit f_u = 1 kHz (III1 L: große Spikes; die kleinen Spikes in B stammen aus dem Muskel I1 L).

c : Registrierung des Drehmoments um die Hochachse; Strahlspurauslenkung nach oben: Drehmoment nach rechts. Eichbalken: 10×10^{-7} Nm.

d : Registrierung des Vortriebs; Strahlspurauslenkung nach oben: Zunahme des Vortriebs. Eichbalken: 10×10^{-5} N .

e : Zeitmarken, Periode 1 Sekunde.

Spontane Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 L und I1 R sind mit Drehmomenten um die Hochachse nach rechts korreliert, spontane Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 R und I1 L mit Drehmomenten nach links.

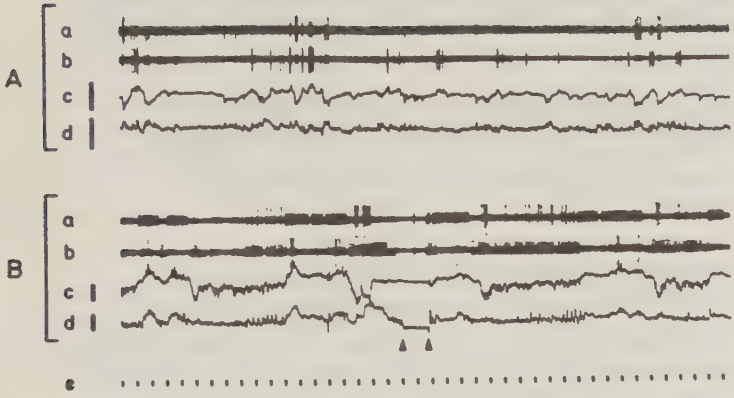


Abb. 6

Abb. 7 : Originalregistrierungen der Spikeaktivitäten von Steuermuskeln, des Drehmoments um die Hochachse und des Vortriebs im Flug mit Streifenmusterbewegungen in horizontaler Richtung vor beiden oder nur vor einem Komplexauge.

A : Registrierungen von Tier 8 (Musca), vgl. Abb. 6 A.
B : Registrierungen von Tier 23 (Calliphora), vgl. Abb 6 B.
C : Registrierungen von Tier 40 (Calliphora).
D : Registrierungen von Tier 30 (Calliphora).
E : Registrierungen von Tier 20 (Calliphora).
F : Registrierungen von Tier 27 (Calliphora).

a : Ableitung aus dem Muskel III1 der rechten Thoraxseite, gefiltert mit f_u = 1 kHz (III1 R: große Spikes, die kleinen Spikes in A, B und E stammen aus dem Muskel I1 R).
b : Ableitung aus dem Muskel III1 der linken Thoraxseite, gefiltert mit f_u = 1 kHz (III1 L: große Spikes, die kleinen Spikes in B und E stammen aus dem Muskel I1 L).
c : Registrierungen des Drehmoments um die Hochachse; Strahlspurauslenkung nach oben: Drehmoment nach rechts. Eichbalken: 20×10^{-7} Nm.
d : Registrierungen des Vortriebs; Strahlspurauslenkung nach oben: Zunahme des Vortriebs. Eichbalken: 20×10^{-5} N.
e : Registrierung der Streifenmusterbewegung vor dem rechten Auge. Reizmarkierung oberhalb der Grundlinie: Bewegung nach rechts. Reizmarkierung unterhalb der Grundlinie: Bewegung nach links.
f : Registrierung der Streifenmusterbewegung vor dem linken Auge. Bedeutung der Reizmarkierung wie in e.
g : Zeitmarken, Periode 1 Sekunde.
Die Zeilen e - g gelten für alle Registrierungen A - F.

Die Reaktionen verschiedener Versuchstiere auf gleiche Bewegungsreize zeigen eine große Variationsbreite.

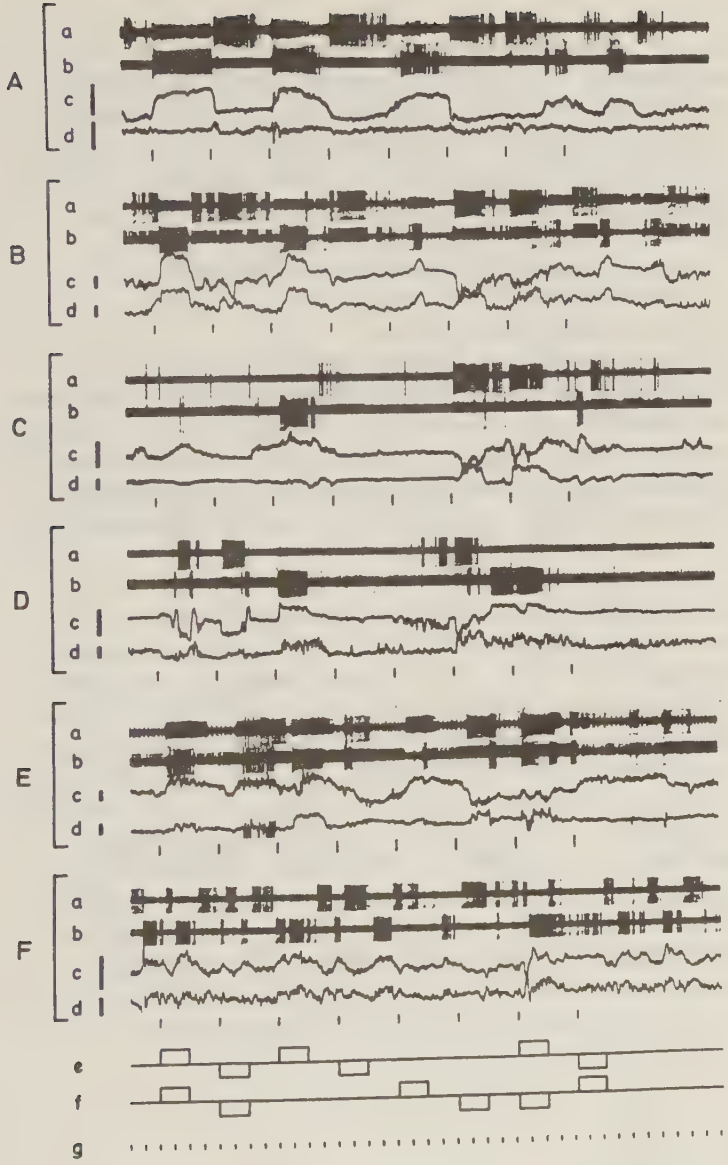


Abb. 7

Abb. 8 : Spikeaktivitäten in den Steuermuskeln III1 R und III1 L, das Drehmoment um die Hochachse, der Vortrieb und die Flügelschlagfrequenz, gemittelt über 15 Durchläufe des Standardreizprogramms, in dem Streifenmuster vor beiden Komplexaugen und nur vor einem Auge in horizontaler Richtung bewegt werden (Calliphora, Tier 29).

A : Antworthistogramm der Spikeaktivitäten des Muskels III1 R
B : Antworthistogramm der Spikeaktivitäten des Muskels III1 L
C : Antworthistogramm des Drehmoments um die Hochachse
D : Antworthistogramm des Vortriebs
E : Antworthistogramm des Flügelschlagfrequenz
F : Registrierungen der Streifenmusterbewegungen vor den beiden Augen. Obere Zeile: Streifenmusterbewegungen vor dem rechten Auge, Reizmarkierung oberhalb der Grundlinie: Bewegung nach rechts, unterhalb der Grundlinie: Bewegung nach links. Untere Zeile: Streifenmusterbewegungen vor dem linken Auge, Bedeutung der Reizmarkierungen wie in der oberen Zeile.

Bei Musterbewegung vor beiden Augen nach recht (links) wird die Aktivität des Steuermuskels III1 L (III1 R) erregt, die Aktivität des Steuermuskels III1 R (III1 L) wird gehemmt (1. und 2. Teilreizperiode des Standardreizprogramms). Bei progressiver Musterbewegung nur vor einem Auge wird der kontralaterale Steuermuskel III1 stark erregt, der ipsilaterale Muskel III1 gehemmt (3. und 5. Teilreizperiode). Bei regressiver Musterbewegung nur vor einem Auge wird der ipsilaterale Muskel III1 schwach oder gar nicht erregt (4. und 6. Teilreizperiode), der kontralaterale Muskel III1 gehemmt (siehe Beginn der 4. Teilreizperiode). Die Drehmomente um die Hochachse sind mit den Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 korreliert. Vortrieb und Flügelschlagfrequenz können durch progressive Streifenmusterbewegung vor einem Auge oder vor beiden Augen stark erhöht werden (3., 5. und 7. Teilreizperiode).

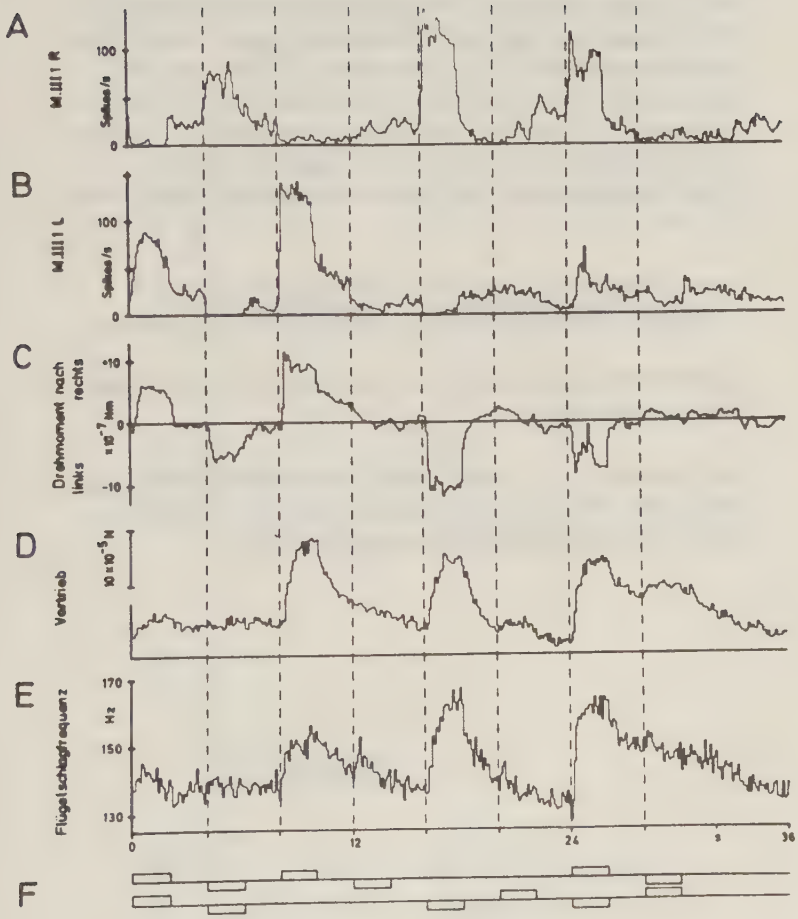

A
M.III1 R
Spikes/s
100
0
B
M.III1 L
Spikes/s
100
0
C
Drehmoment nach rechts
links
10
0
-10
D
Vortrieb
10 x 10⁻⁵ N
E
Flügelschlagfrequenz
Hz
170
150
130
0
12
24
s
36
F

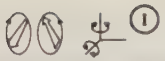
Abb. 8

Abb. 9 : Abhängigkeit der Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 und I1 und des Drehmoments um die Hochachse von der Kombination der Richtungen von Streifenmusterbewegungen, die in der einfachen visuellen Reizsituation I vor dem rechten und dem linken Auge geboten werden: Durch Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor beiden Augen werden eine Rotation um die Hochachse und gleichzeitig eine Rotation um die Längsachse simuliert (siehe Schemazeichnungen zur Charakterisierung der Reizsituation, vgl. Abb. 5 I).

A : Messungen an Musca (Tier 8), 132 Meßwerte je Kurve.
B : Messungen an Calliphora (Tier 40) 114 Meßwerte je Kurve.

Die Beschriftung der Ordinaten in der Spalte Aa - Ad gilt jeweils für die gesamte Zeile.

Die Steuermuskeln III1 werden in der Reizsituation I am stärksten erregt, wenn beide Streifenmuster in horizontaler Richtung zur kontralateralen Seite bewegt werden.



Musca

Calliphora

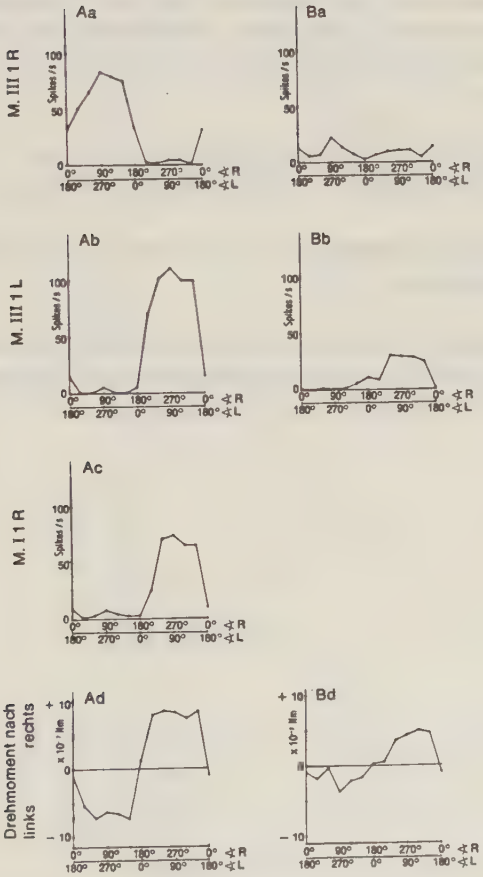


Abb. 9

Abb. 10 : Abhängigkeit der Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 und I1 und des Drehmoments um die Hochachse von der Kombination der Richtungen von Streifenmusterbewegungen, die in der einfachen visuellen Reizsituation II vor dem rechten und dem linken Auge geboten werden: Durch Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor beiden Augen werden eine Rotation um die Hochachse und gleichzeitig eine Translation in vertikaler Richtung simuliert (siehe Schemazeichnung zur Charakterisierung der Reizsituation, vgl. Abb. 5 II).

A : Messungen an Musca (Tier 8), 14 Meßwerte je Kurve.
B : Messungen an Calliphora (Tier 40), 122 Meßwerte je Kurve.

Die Beschriftung der Ordinaten in der Spalte Aa - Ad gilt jeweils für die gesamte Zeile.

Die Steuermuskeln III1 werden in der Reizsituation II am stärksten erregt, wenn beide Streifenmuster nach kontralateral-oben bewegt werden.

Musca Calliphora

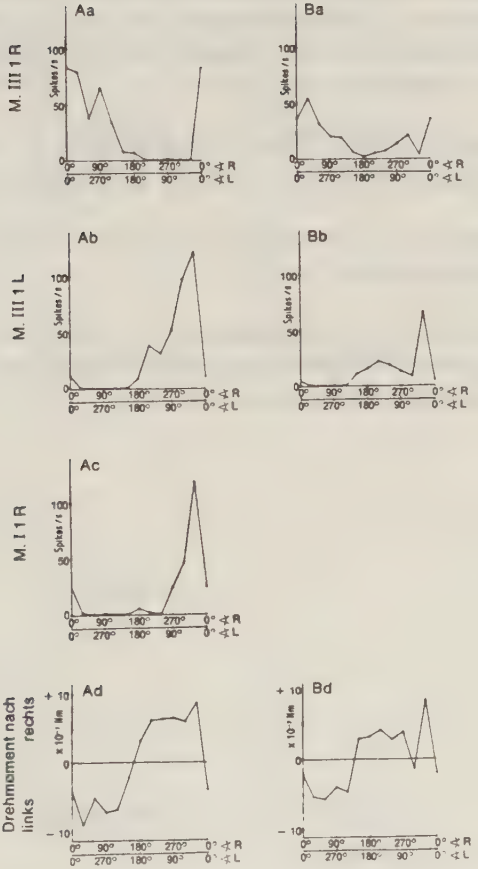


Abb. 10

Abb. 11 : Abhängigkeit der Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 und I1 und des Drehmoments um die Hochachse von der Kombination der Richtungen von Streifenmusterbewegungen, die in der einfachen visuellen Reizsituation III vor dem rechten und dem linken Auge geboten werden: Durch Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor beiden Augen werden eine Translation in horizontaler Richtung und gleichzeitig eine Translation in vertikaler Richtung simuliert (siehe Schemazeichnung zur Charakterisierung der Reizsituation, vgl Abb. 5 III).

A : Messungen an Musca (Tier 8), 130 Meßwerte je Kurve.
B : Messungen an Calliphora (Tier 40), 114 Meßwerte je Kurve .

Die Beschriftung der Ordinaten in der Spalte Aa - Ad gilt jeweils für die gesamte Zeile.

Der linke oder der rechte Steuermuskel III1 kann stark erregt werden, wenn die Streifenmuster vor beiden Augen nach hinten oder nach hinten-oben bewegt werden.

Musca Calliphora

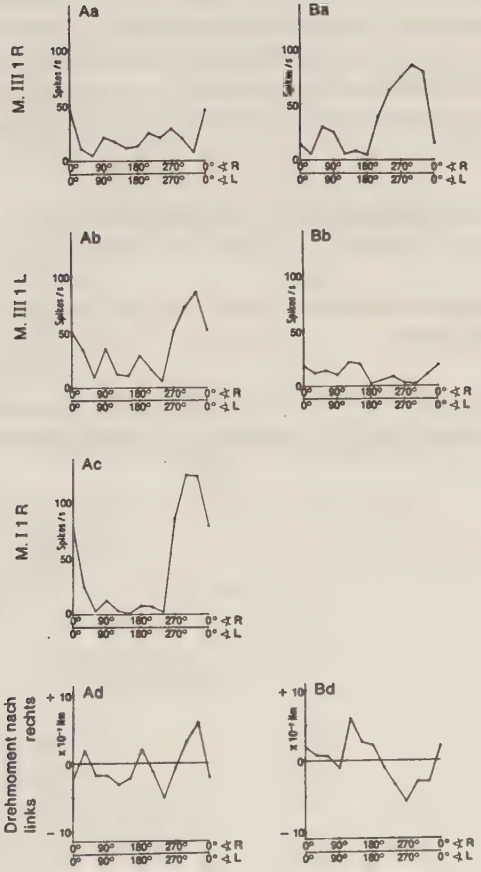


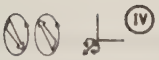
Abb. 11

Abb. 12 : Abhängigkeit der Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 und I1 und des Drehmoments um die Hochachse von der Kombination der Richtungen von Streifenmusterbewegungen, die in der einfachen visuellen Reizsituation IV vor dem rechten und dem linken Auge geboten werden: Durch Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor beiden Augen werden eine Translation in horizontaler Richtung und gleichzeitig eine Rotation um die Längsachse simuliert (siehe Schemazeichnung zur Charakterisierung der Reizsituation, siehe Abb. 5 IV).

A : Messungen an Musca (Tier 8), 14 Meßwerte je Kurve.
B : Messungen an Calliphora (Tier 40), 122 Meßwerte je Kurve.

Die Beschriftung der Ordinaten in der Spalte Aa - Ad gilt jeweils für die gesamte Zeile.

Der linke oder der rechte Steuermuskel III1 kann erregt werden, wenn das rechte oder das linke Streifenmuster nach hinten-oben bewegt wird.



Musca Calliphora

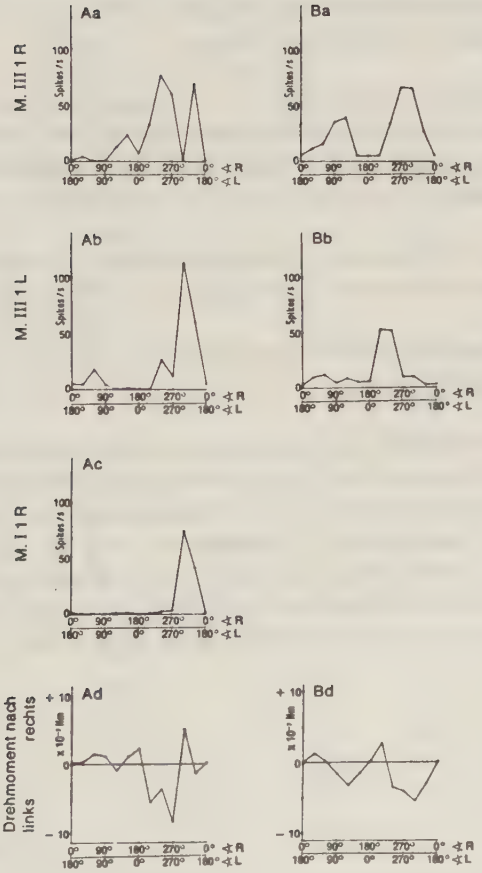


Abb. 12

Abb. 13 : Die Abhängigkeit der Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 und I1 und des Drehmoments um die Hochachse von der Bewegungsrichtung eines Streifenmusters nur vor einem Auge. Das Streifenmuster vor dem anderen Auge wird nicht bewegt (siehe Schemazeichnung zur Charakterisierung der Reizsituation). Die Spikeaktivitäten der Steuermuskeln geben Aufschluß über erregende Wirkungen von Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen.

A und B : Messungen an Musca (Tier 8), 130 Meßwerte je Kurve
A : Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen nur vor dem rechten Auge
B : Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen nur vor dem linken Auge
C und D : Messungen an Calliphora (Tier 40), 236 Meßwerte je Kurve
C : Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen nur vor dem rechten Auge
D : Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen nur vor dem linken Auge

Die Beschriftung der Ordinaten in der Spalte Aa - Ad gilt jeweils für die gesamte Zeile.

Bei regressiver Streifenmusterbewegung nur vor einem Auge werden der ipsilaterale Steuermuskel III1 und der kontralaterale Steuermuskel I1 schwach erregt. Bei progressiver Streifenmusterbewegung nur vor einem Auge werden der kontralaterale Steuermuskel III1 und der ipsilaterale Steuermuskel I1 stark erregt. Die Reaktion auf progressive Streifenmusterbewegung nur vor einem Auge ist häufig sogar stärker als die Reaktion auf Musterbewegung zu einer Seite vor beiden Augen (vgl. Abb. 9).

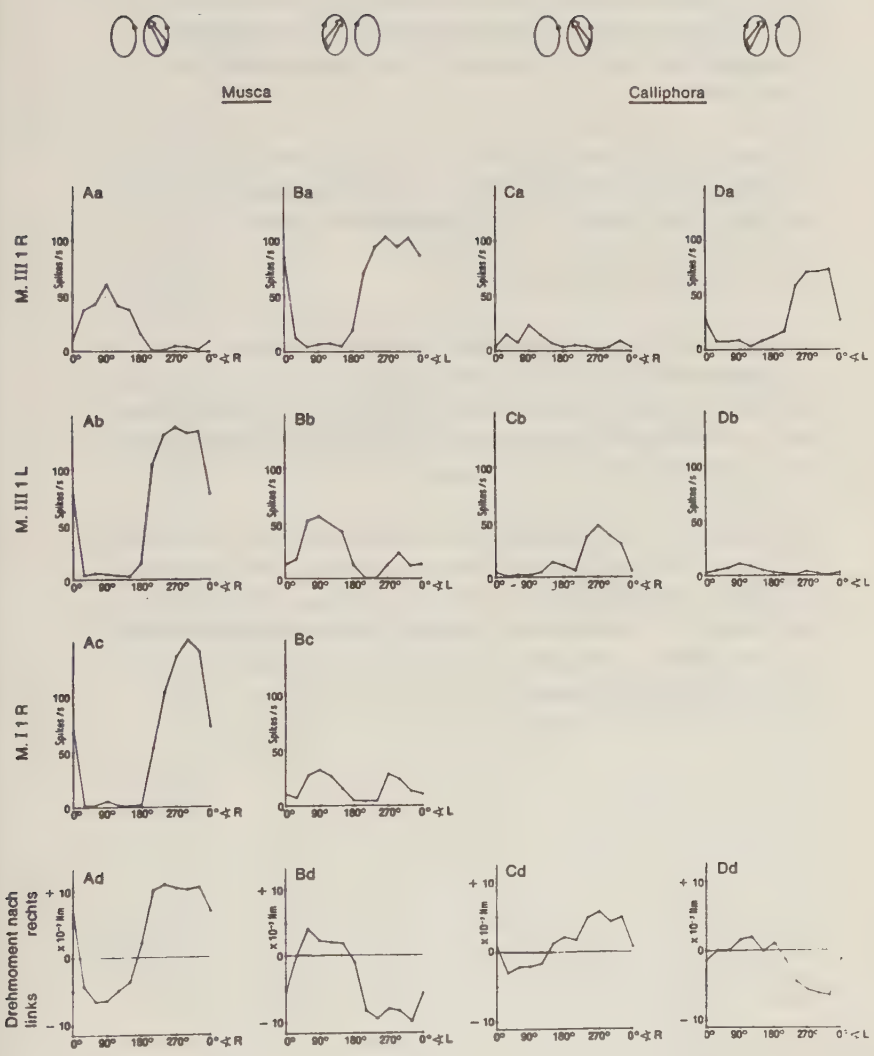

Musca
Calliphora
M. III 1 R
M. III 1 L
M. I 1 R
Drehmoment nach
rechts
links
Aa
Ba
Ca
Da
Ab
Bb
Cb
Db
Ac
Bc
Ad
Bd
Cd
Dd
Spikes / s
0° 90° 180° 270° 0° R
0° 90° 180° 270° 0° L
+ 10
0
− 10

Abb. 13

Abb. 14 : Abhängigkeit der Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 von der Bewegungsrichtung eines Streifenmusters vor dem kontralateralen Auge. Das Streifenmuster vor dem ipsilateralen Auge wird nicht bewegt.

A : Gemittelte Spikeaktivitäten von solchen Steuermuskeln III1, die Streifenmusterbewegungen bei allen Laufrichtungswinkeln von ∢R bzw. ∢L = 210^{o} bis 360^{o} (= 0^{o}) im Mittel mit weniger 60 Spikes/s beantworteten (1238 Meßwerte, 7 Steuermuskeln III1 von 6 Versuchstieren, Calliphora).

B : Gemittelte Spikeaktivitäten von solchen Steuermuskeln III1, die Streifenmusterbewegung bei wenigstens einem der Laufrichtungswinkel ∢R bzw. ∢L = 210^{o} bis ∢R bzw. ∢L = 360^{o} (= 0^{o}) im Mittel mit mehr als 60 Spikes/s beantworteten (892 Meßwerte, 6 Steuermuskeln III1 von 4 Versuchstieren, Calliphora).

Die Spikeaktivität vergleichsweise schwach reagierender Steuermuskeln III1 ist am stärksten bei Streifenmusterbewegung in horizontaler Richtung nach hinten vor dem kontralateralen Auge. Demgegenüber ist das Maximum der Spikeaktivität von stark reagierenden Steuermuskeln III1 verschoben zu Streifenmusterbewegungen nach hinten-oben nur vor dem kontralateralen Auge.

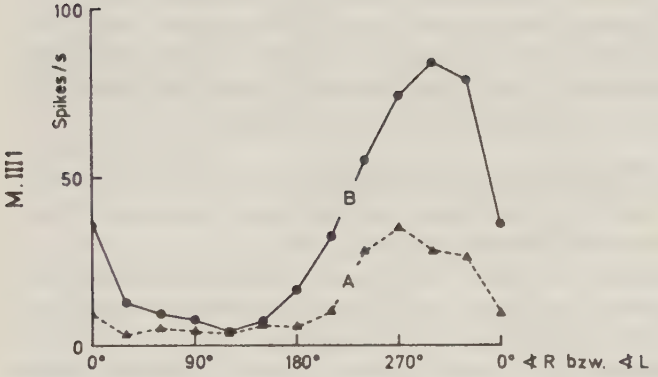


Abb. 14

Abb. 15 : Abhängigkeit der Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 und I1 und des Drehmoments um die Hochachse von der Bewegungsrichtung des Streifenmusters in einer komplexen visuellen Reizsituation: Vor einem Auge wird eine progressive Streifenmusterbewegung geboten, während das Streifenmuster vor dem anderen Auge in verschiedene Richtungen bewegt wird. Ein Vergleich der Reaktionen auf diese komplexen visuellen Bewegungsreize mit den Reaktionen auf Musterbewegung vor nur einem Auge gibt Aufschluß über hemmende Einflüsse auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln.

A : Messungen an Musca (Tier 8). In der komplexen visuellen Reizsituation wird die progressive Streifenmusterbewegung vor dem linken Auge geboten; 32 Meßwerte je Kurve.

B : Messungen an Musca (Tier 8). In der komplexen visuellen Reizsituation wird die progressive Streifenmusterbewegung vor dem rechten Auge geboten; 30 Meßwerte je Kurve.

C : Messungen an Calliphora (Tier 29). In der komplexen visuellen Reizsituation wird die progressive Streifenmusterbewegung vor dem rechten Auge geboten; 188 Meßwerte je Kurve.

Die Beschriftung der Ordinaten in der Spalte Aa - Ad gilt jeweils für die gesamte Zeile.

Die Schemata unterhalb der Grafiken verdeutlichen die Reizsituationen:
durchgezogene Kurven: Reaktionen in der komplexen Reizsituation.
fein gestrichelte Kurven: Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor nur einem Auge. Die fein gestrichelten Kurven in Aa bis Cd dieser Abbildung sind identisch mit den entsprechenden Kurven in Aa bis Cd der Abb. 16. Sie wurden zu Vergleichszwecken in beiden Abbildungen dargestellt.
grob gestrichelte Geraden: Reaktionen auf progressive Streifenmusterbewegung nur vor einem Auge. Die Orientierung des Streifenmusters vor dem anderen Auge wird variiert, das Streifenmuster wird jedoch nicht bewegt. Die vertikalen Balken am rechten Rand der Grafiken geben die gesamte Spannweite der Mittelwerte an, die bei den verschiedenen Orientierungen des nicht bewegten Streifenmusters erhalten wurden.

Die Spikeaktivität eines Steuermuskels III1 wird sowohl durch progressive als auch durch regressive Streifenmusterbewegung vor dem ipsilateralen Auge gehemmt.

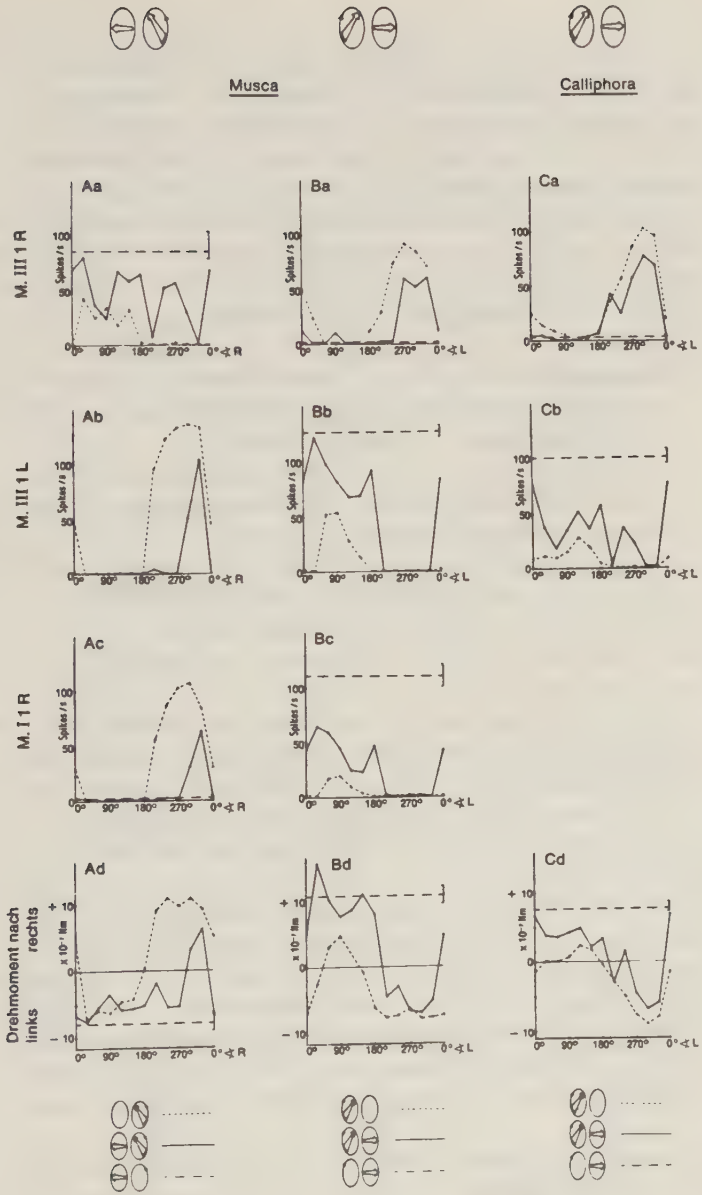

Musca
Calliphora
M. III 1 R
M. III 1 L
M. I 1 R
Drehmoment nach rechts
links
Aa
Ba
Ca
Ab
Bb
Cb
Ac
Bc
Ad
Bd
Cd
Spikes / s
x 10⁻⁴ Ncm
0° 90° 180° 270° 0° R
0° 90° 180° 270° 0° L

Abb. 15

Abb. 16 : Abhängigkeit der Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 und I1 und des Drehmoments um die Hochachse von der Bewegungsrichtung des Streifenmusters in einer komplexen visuellen Reizsituation: Vor einem Auge wird eine regressive Streifenmusterbebewegung geboten, während das Streifenmuster vor dem anderen Auge in verschiedene Richtungen bewegt wird. Ein Vergleich der Reaktionen auf diese komplexen visuellen Bewegungsreize mit den Reaktionen auf Musterbewegung vor nur einem Auge gibt Aufschluß über hemmende Einflüsse auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln.

A : Messungen an Musca (Tier 8). In der komplexen visuellen Reizsituation wird die regressive Streifenmusterbewegung vor dem linken Auge geboten; 32 Meßwerte je Kurve.

B : Messungen an Musca (Tier 8). In der komplexen visuellen Reizsituation wird die regressive Streifenmusterbewegung vor dem rechten Auge geboten; 30 Meßwerte je Kurve.

C : Messungen an Calliphora (Tier 29). In der komplexen visuellen Reizsituation wird die regressive Streifenmusterbewegung vor dem rechten Auge geboten; 188 Meßwerte je Kurve.

Die Beschriftung der Ordinaten in der Spalte Aa - Ad gilt jeweils für die gesamte Zeile.

Die Schemata unterhalb der Grafiken verdeutlichen die Reizsituationen:

durchgezogene Kurven: Reaktionen in der komplexen Reizsituation.

fein gestrichelte Kurven: Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor nur einem Auge. Die fein gestrichelten Kurven in Aa bis Cd dieser Abbildung sind identisch mit den entsprechenden Kurven in Aa bis Cd der Abb. 15. Sie wurden zu Vergleichszwecken in beiden Abbildungen dargestellt.

grob gestrichelte Geraden: Reaktionen auf regressive Streifenmusterbewegung nur vor einem Auge. Die Orientierung des Streifenmusters vor dem anderen Auge wird variiert, das Streifenmuster wird jedoch nicht bewegt. Die vertikalen Balken am rechten Rand der Grafiken geben die gesamte Spannweite der Mittelwerte an, die bei den verschiedenen Orientierungen des nicht bewegten Streifenmusters erhalten wurden.

Die Spikeaktivität eines Steuermuskels III1 wird durch regressive Streifenmusterbewegung vor dem kontralateralen Auge gehemmt.

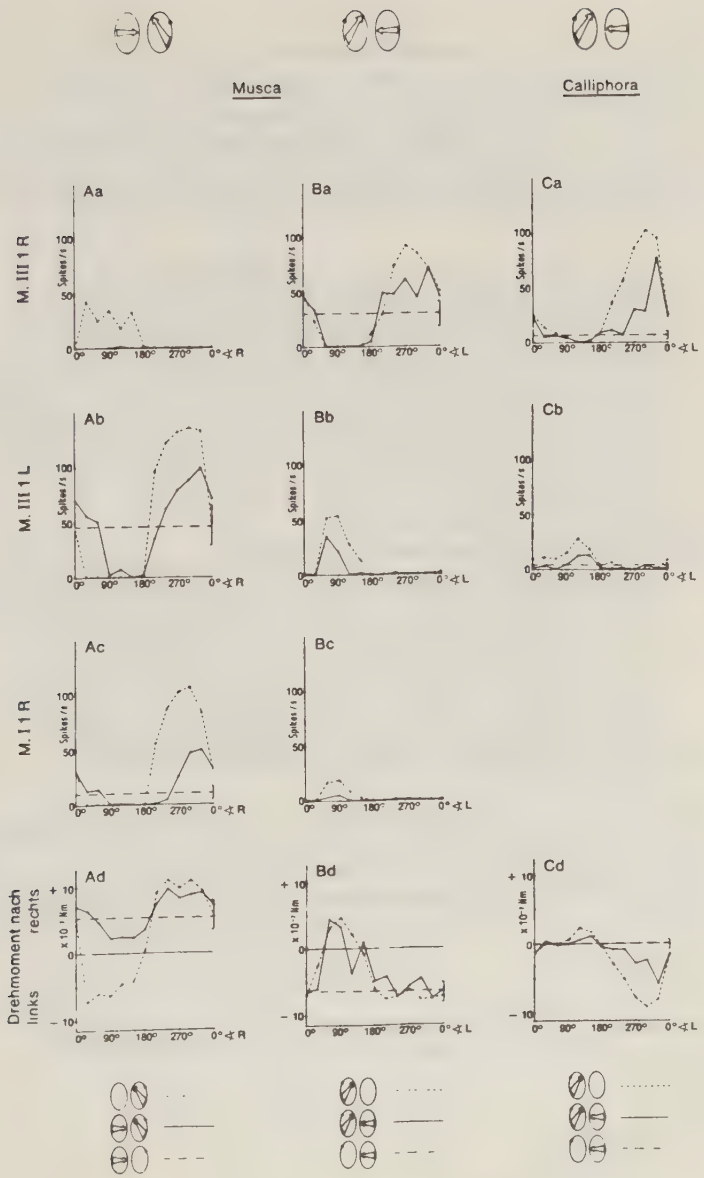

Musca
Calliphora
M. III 1 R
M. III 1 L
M. I 1 R
Drehmoment nach
rechts
links
Aa
Ba
Ca
Ab
Bb
Cb
Ac
Bc
Ad
Bd
Cd
Spikes / s
0° 90° 180° 270° 0° R
0° 90° 180° 270° 0° L

Abb. 16

Abb. 17 : Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 R und III1 L, simultane Spikeaktivitäten beider Steuermuskeln III1, das Drehmoment um die Hochachse, der Vortrieb und die Flügelschlagfrequenz, gemittelt über 8 Durchläufe des Standardreizprogramms, in dem Streifenmuster vor beiden Augen und nur vor einem Auge in horizontaler Richtung bewegt werden (Calliphora, Tier 27).

A : Antworthistogramm der Spikeaktivitäten des Muskels III1 R.
B : Antworthistogramm der Spikeaktivitäten des Muskels III1 L.
C : Antworthistogramm der simultanen Spikeaktivitäten beider Steuermuskeln III1. Aktionspotentiale des rechten und des linken Steuermuskels III1 sind als "simultan" definiert, wenn zwischen den Zeitpunkten ihres Auftretens nicht mehr als maximal 25 ms vergehen (zur Auswertmethode siehe Kap. 3.6. Punkt 2).
D : Antworthistogramm der Drehmomente um die Hochachse.
E : Antworthistogramm des Vortriebs.
F : Antworthistogramm der Flügelschlagfrequenz.
G : Registrierungen der Streifenmusterbewegungen vor den beiden Komplexaugen. Obere Zeile: Streifenmusterbewegungen vor dem rechten Auge; Reizmarkierung oberhalb der Grundlinie: Bewegung nach rechts, Reizmarkierung unterhalb der Grundlinie: Bewegung nach links. Untere Zeile: Streifenmusterbewegungen vor dem linken Auge; Bedeutung der Reizmarkierungen wie in der oberen Zeile.

Die beiden Steuermuskeln III1 sind nach Ende der progressiven Streifenmusterbewegung nur vor dem linken Auge und nach Ende der progressiven Streifenmusterbewegungen vor beiden Augen simultan aktiv.

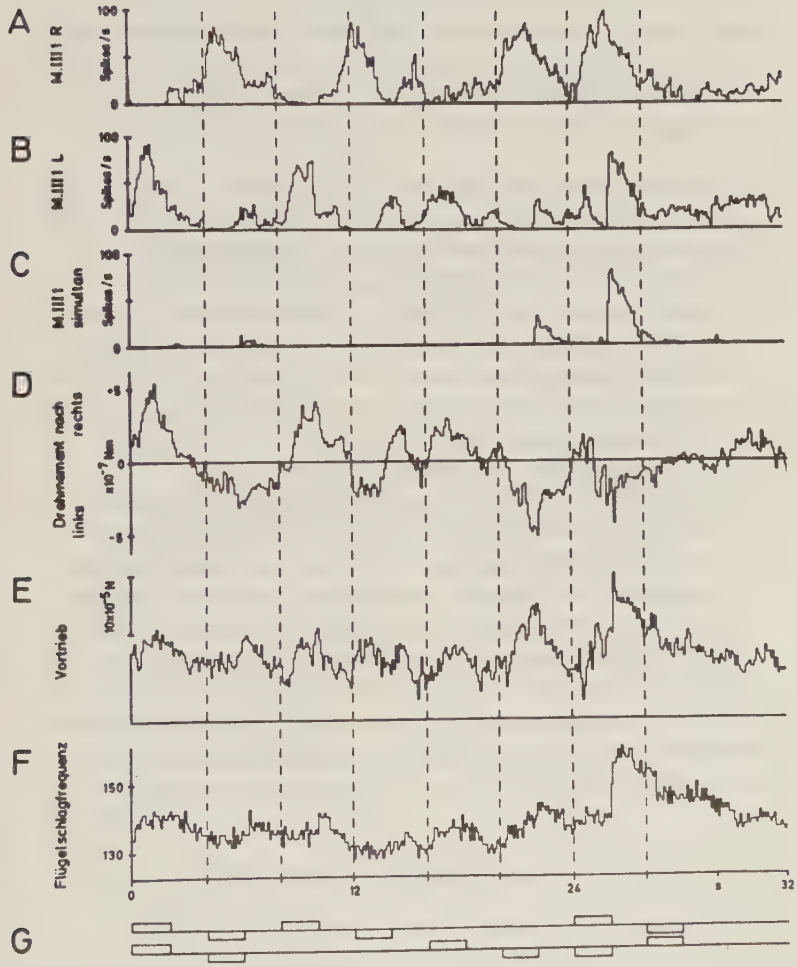

A
M.III1 R
Spikes/s
100
0
B
M.III1 L
Spikes/s
100
0
C
M.III1
simultan
Spikes/s
100
0
D
Drehmoment nach
rechts
links
+8
0
-8
E
Vortrieb
F
Flügelschlagfrequenz
150
130
0
12
24
s
32
G

Abb. 17

Abb. 18 : Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 R und III1 L, simultane Spikeaktivität beider Steuermuskeln III1, das Drehmoment um die Hochachse, der Vortrieb und die Flügelschlagfrequenz, gemittelt über 7 Durchläufe des Standardreizprogramms, in dem Streifenmuster vor beiden Augen und nur vor einem Auge in horizontaler Richtung bewegt werden (Calliphora, Tier 30).

A : Antworthistogramm der Spikeaktivitäten des Muskels III1 R.
B : Antworthistogramm der Spikeaktivitäten des Muskels III1 L.
C : Antworthistogramm der simultanen Spikeaktivitäten beider Steuermuskeln III1. Aktionspotentiale des rechten und des linken Steuermuskels III1 sind als "simultan" definiert, wenn zwischen den Zeitpunkten ihres Auftretens nicht mehr als maximal 25 ms vergehen (zur Auswertmethode siehe Kap. 3.6., Punkt 2).
D : Antworthistogramm der Drehmomente um die Hochachse.
E : Antworthistogramm des Vortriebs.
F : Antworthistogramm der Flügelschlagfrequenz.
G : Registrierungen der Streifenmusterbewegungen vor den beiden Komplexaugen. Obere Zeile: Streifenmusterbewegungen vor dem rechten Auge; Reizmarkierung oberhalb der Grundlinie: Bewegung nach rechts, Reizmarkierung unterhalb der Grundlinie: Bewegung nach links. Untere Zeile: Streifenmusterbewegung vor dem linken Auge; Bedeutung der Reizmarkierungen wie in der oberen Zeile.

Die beiden Steuermuskeln III1 sind während der progressiven Streifenmusterbewegungen nur vor dem linken Auge und während der progressiven Streifenmusterbewegungen vor beiden Augen simultan aktiv.

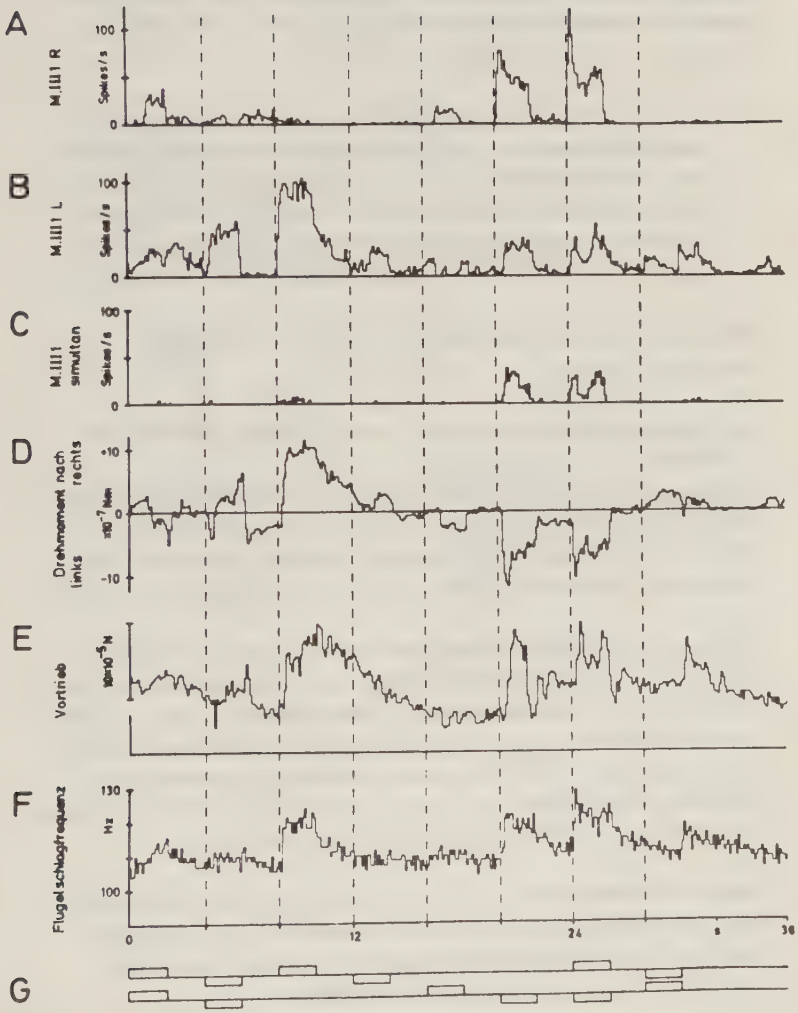

A
M.III1 R
100
Spikes/s
0
B
M.III1 L
100
Spikes/s
0
C
M.III1
simultan
100
Spikes/s
0
D
Drehmoment
rechts
links
+10
0
-10
E
Vortrieb
F
Flügelschlagfrequenz
130
Hz
100
0
12
24
s
36
G

Abb. 18

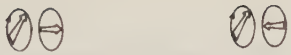
Abb. 19 : Abhängigkeit der Flügelschlagfrequenz und des Vortriebs von der Bewegungsrichtung eines Streifenmusters nur vor dem linken Auge und in komplexen visuellen Reizsituationen (Messungen an Calliphora, Tier 29, 188 Meßwerte je Kurve).

A : In der komplexen visuellen Reizsituation wird vor dem rechten Auge eine progressive Streifenmusterbewegung geboten, während das linke Streifenmuster in verschiedene Richtungen bewegt wird.
B : In der komplexen visuellen Reizsituation wird vor dem rechten Auge eine regressive Streifenmusterbewegung geboten, während das linke Streifenmuster in verschiedene Richtungen bewegt wird.

Die Beschriftung der Ordinaten in der Spalte A gilt jeweils für die gesamte Zeile.

durchgezogene Kurven: Reaktionen in den komplexen visuellen Reizsituationen.
fein gestrichelte Kurven: Reaktionen auf Streifenmusterbewegungen in verschiedene Richtungen vor nur einem Auge. Die fein gestrichelten Kurven in Aa und Ab sind identisch mit den entsprechenden Kurven in Ba und Bb. Sie wurden zu Vergleichszwecken in beiden Spalten abgebildet.
grob gestrichelte Kurven: Reaktionen auf progressive (A) bzw. regressive (B) Streifenmusterbewegung nur vor dem rechten Auge. Die Orientierung des Streifenmusters vor dem anderen Auge wird variiert, das Streifenmuster wird jedoch nicht bewegt. Die vertikalen Balken am rechten Rand der Grafiken geben die gesamte Spannbreite der Mittelwerte der Meßwerte an, die bei den verschiedenen Orientierungen des nicht bewegten Streifenmusters erhalten wurden.

Durch Streifenmusterbewegungen nach hinten und nach hinten-oben nur vor einem Auge wird die Flügelschlagfrequenz und der Vortrieb erhöht. Durch Streifenmusterbewegungen nach unten vor dem anderen Auge wird dieser fördernde Einfluß aufgehoben.



Calliphora

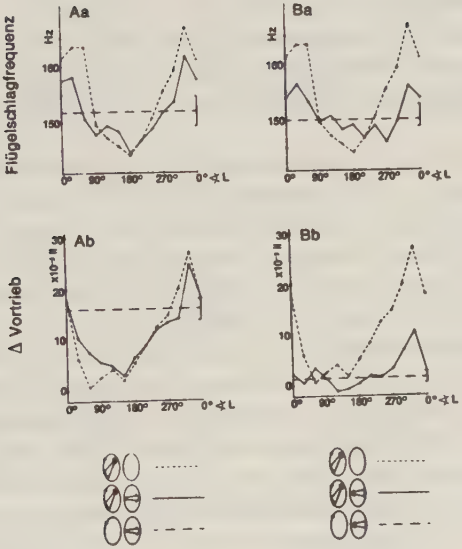


Abb. 19

Abb. 20 : Schematische Darstellung der erregenden und hemmenden Wirkungen, die durch Streifenmusterbewegungen vor dem rechten und dem linken Komplexauge auf das Flugsteuersystem der Fliege ausgeübt werden. Die dunkel gerasterten Pfeile geben die Richtungen der Streifenmusterbewegungen an, bei denen ein fördernder Einfluß auf die Spikeaktivität der Steuermuskeln III1 bzw. auf Vortrieb und Flügelschlagfrequenz beobachtet wird. Die offenen Pfeile geben die Richtungen der Streifenmusterbewegungen wieder, die hemmend wirken.

Musterbewegung nach hinten wirkt erregend auf die Spikeaktivität des kontralateralen (3) und hemmend auf die Aktivität des ipsilateralen Steuermuskels III1 (1). Musterbewegung nach vorne wirkt erregend auf die Spikeaktivität des ipsilateralen Steuermuskels III1 (2); gleichzeitig wird durch Musterbewegung nach vorne eine Hemmung sowohl der Aktivität des ipsilateralen (5) als auch des kontralateralen Steuermuskels III1 (4) ausgeübt. Streifenmusterbewegung nach hinten-oben erhöht die Spikeaktivitäten beider Steuermuskeln III1 (6) sowie den Vortrieb und die Flügelschlagfrequenz. Dieser fördernde Einfluß wird durch Musterbewegung nach unten vor dem anderen Auge aufgehoben. Die Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1, der Vortrieb und die Flügelschlagfrequenz können auch durch "Spontanerregungen" erhöht werden. (Nähere Erläuterungen im Text).

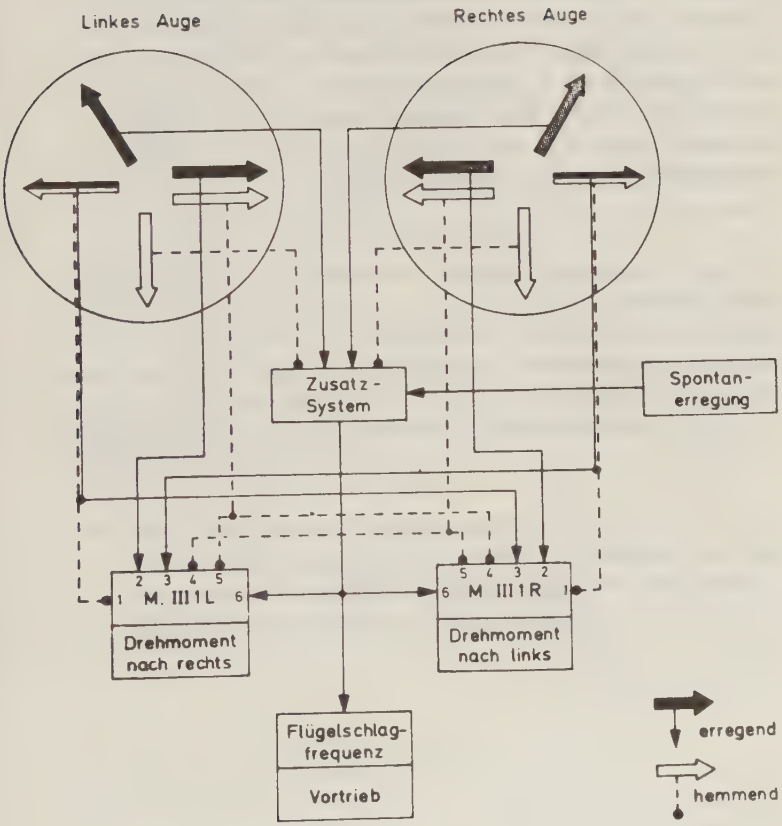

Linkes Auge
Rechtes Auge
Zusatz-
System
Spontan-
erregung
2 3 4 5
1 M. III 1 L 6
Drehmoment
nach rechts
5 4 3 2
6 M III 1 R 1
Drehmoment
nach links
Flügelschlag-
frequenz
Vortrieb
erregend
hemmend

Abb.20

Abb. 21 : Die Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 von Tier 8 (Musca) bei Streifenmusterbewegung nur vor einem Auge (x, gestrichelte Kurve) werden nach dem Konzept von der Bewegungs- und der Positionsdetektion (REICHARDT und POGGIO 1976) in zwei Anteile aufgetrennt: 1. einen Reaktionsanteil P, der nicht von der Bewegungsrichtung des Streifenmusters abhängig ist (▲, grob gestrichelte Gerade); 2. einen Reaktionsanteil R, der von der Bewegungsrichtung des Streifenmusters abhängig ist (● , durchgezogene Kurve).

Abszisse : Bewegungsrichtung des Streifenmusters, das nur vor einem Auge bewegt wird.
Ordinate : Spikeraten der Steuermuskeln III1. Näherungsweise gilt: Oberhalb der Nullinie sind die Spikeraten des kontralateralen Steuermuskels III1 aufgetragen (III1* kontra), unterhalb der Nullinie mit negativem Vorzeichen die Spikeraten des ipsilateralen Steuermuskels III1 (III1* ipsi).

Das Pfeildiagramm rechts neben der Grafik veranschaulicht die Zerlegung der Antworten auf progressive (A prog) und regressive (A reg) Streifenmusterbewegung in horizontaler Richtung in die beiden Reaktionsanteile P und R. (Nähere Erläuterungen im Text).

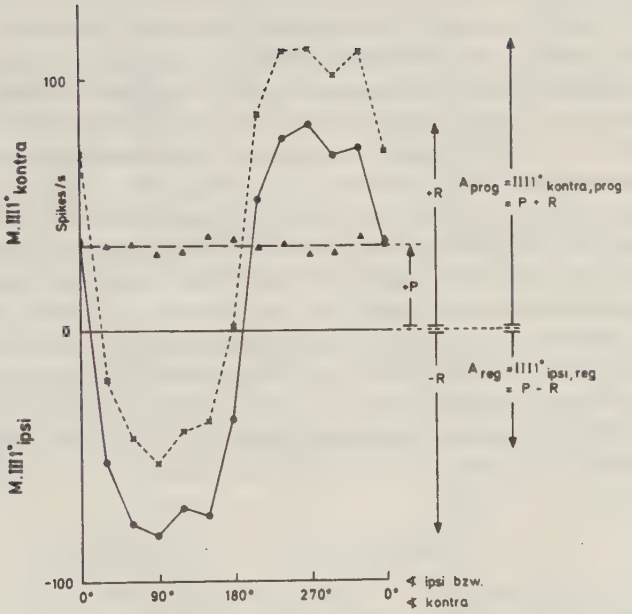

100
M.III°kontra
Spikes/s
0
M.III°ipsi
-100
0°
90°
180°
270°
0°
∢ ipsi bzw.
∢ kontra
+R
+P
-R
A prog =IIII° kontra, prog
= P + R
A reg =IIII° ipsi, reg
= P - R

Abb.21

Abb. 22 : Unter Berücksichtigung der Seitenbeziehungen zwischen dem gereizten linken und rechten Auge und den Steuermuskeln III1 R und III1 L werden aus der Abb. 21 die Kurven übertragen, welche die Abhängigkeit des positionsabhängigen und des richtungsabhängigen Reaktionsanteils von der Bewegungsrichtung eines Streifenmusters wiedergeben (gestrichelte Kurven und Geraden in den Grafiken der Spalte A; P^{+}_{r} und P^{+}_{l}: positionsabhängiger, richtungsunabhängiger Reaktionsanteil, der bei Reizung des rechten (r) und des linken (l) Auges induziert wird; R^{+}_{r} und R^{+}_{l} : richtungsabhängiger Reaktionsanteil, der durch Reizung des rechten (r) und des linken (l) Auges induziert wird). Bei Annahme einer Additivität dieser Reaktionsanteile bei Reizung beider Augen läßt sich berechnen, in welcher Weise die Reaktionen in den einfachen und komplexen visuellen Reizsituationen von der Kombination der Laufrichtungswinkel abhängig sein sollten (durchgezogene Kurven). Diese theoretischen Kurven sind in der Spalte B denjenigen Kuven gegenübergestellt, die in der jeweiligen Reizsituation bei Tier 8 (Musca) experimentell gemessen wurden (gestrichelte Kurven).

Zeile a : Einfache visuelle Reizsituation I (vgl. Abb 9 A)
Zeile b : Einfache visuelle Reizsizuation II (vgl. Abb. 10 A)
Zeile c : Komplexe visuelle Reizsituation, in der vor dem rechten Auge eine progressive Streifenmusterbewegung geboten wird, während das linke Streifenmuster in verschiedene Richtungen bewegt wird (vgl. Abb. 15 B).

In der einfachen visuellen Reizsituation I stimmen die theoretisch berechnete und die experimentell ermittelte Abhängigkeit der Spikeaktivitäten der Steuermuskeln III1 von der Kombination der Laufrichtungswinkel qualitativ überein. In der einfachen visuellen Reizsituation II sowie in der komplexen visuellen Reizsituation ist dies nicht der Fall (nähere Erläuterungen im Text).

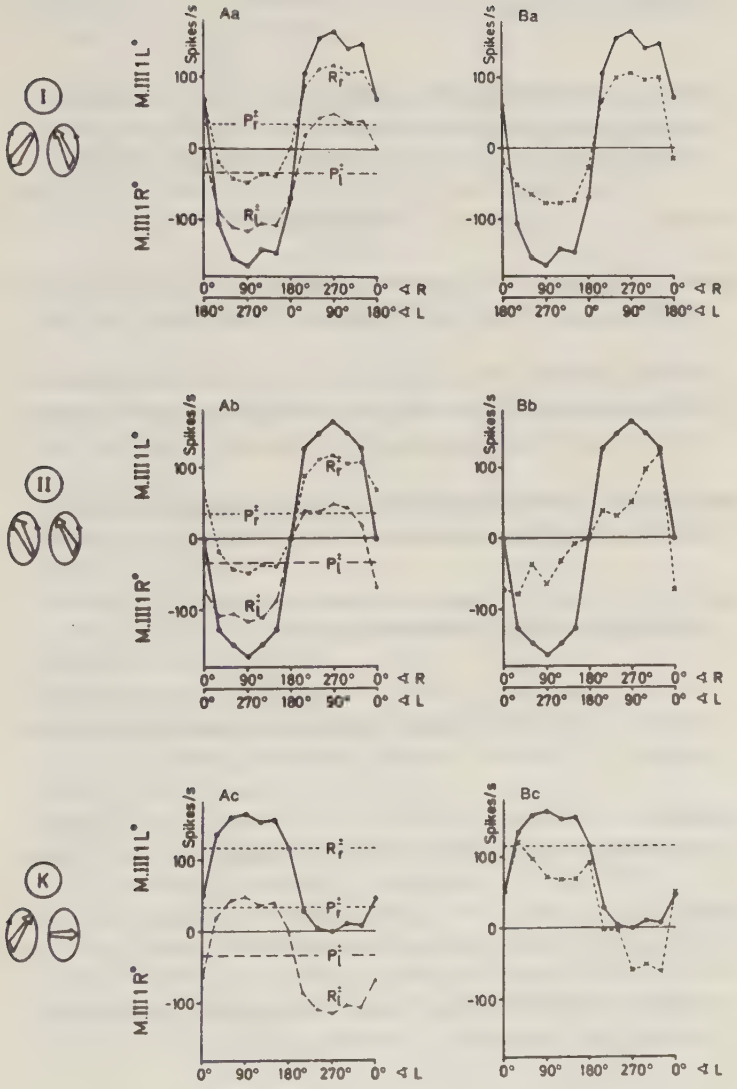

I
II
K
Aa
Ba
Ab
Bb
Ac
Bc
Spikes/s
100
0
-100
M.III 1 L°
M.III 1 R°
R_r^i
P_r^i
P_l^i
R_l^i
0° 90° 180° 270° 0° ◁ R
180° 270° 0° 90° 180° ◁ L
0° 270° 180° 90° 0° ◁ L
0° 90° 180° 270° 0° ◁ L

Abb.22

7. Literaturverzeichnis

BEERSMA, D.G.M., STAVENGA, D.G., KUIPER, J.W. (1977): Retinal lattice, visual field and binocularities in flies. Dependence on species and sex. J.comp.Physiol. 119, 207-220

BERGMANN, D.: Diplomarbeit, in Vorbereitung

BISHOP, L.G., KEEHN, D.G. (1967): Neural correlates of the optomotor response in the fly. Kybernetik 3, 288-295

BISHOP, L.G., KEEHN, D.G., McCANN, G.D. (1968): Motion detection by interneurons of optic lobes and brain of the flies Calliphora phaenicia and Musca domestica. J.Neurophysiol. 31, 509-525

BRAITENBERG, V., TADDEI-FERRETTI, C. (1966): Landing reaction of Musca domestica induced by visual stimuli. Naturwiss. 53, 155

BUCHNER, E. (1976): Elementary movement detectors in an insect visual system. Biol.Cybernetics 24, 85-101

- GÖTZ, K.G., STRAUB, C. (1978): Elementary detectors for vertical movement in the visual system of Drosophila. Biol. Cybernetics 31, 235-242

BURKHARDT, D., SCHNEIDER, G. (1957): Die Antennen von Calliphora als Anzeiger der Fluggeschwindigkeit. Z.Naturforsch. 12 b, 139-143

COLLETT, T.S. (1980): Some operating rules for the optomotor system of a hoverfly during voluntary flight. J.Comp.Physiol. 138, 271-282

- LAND, M.F. (1975): Visual control of flight behaviour in the hoverfly Syritta pipiens L. J.Comp.Physiol 99, 1-66

- LAND, M.F. (1978): How hoverflies compute interception courses. J.Comp.Physiol. 125, 191-204

CURRAN, C.H. (1958): Insect acrobat: Feats of the housefly. Natural History (New York) 67, 82-85

DAVID, C.T. (1979): Height control by free-flying Drosophila. Physiological Entomology 4, 209-216

DeVOE, R.D. (1980): Movement sensitivities of cells in the fly's medulla. J.Comp.Physiol. 138, 93-119

DVORAK, D.R., BISHOP, L.G., ECKERT, H.E. (1975): On the identification of movement detectors in the fly optic lobe. J.Comp.Physiol. 100, 5-23

ECKERT, H. (1971): Die spektrale Empfindlichkeit des Komplexauges von Musca (Bestimmung aus Messungen der optomotorischen Reaktion). Kybernetik 9, 145-156

- (1973): Optomotorische Untersuchungen am visuellen System der Stubenfliege Musca domestica L. Kybernetik 14, 1-23

- (1978): Response properties of dipteran giant visual interneurones involved in control of optomotor behaviour. Nature 271, 358-360

- (1980 a): Functional properties of the H1-neurone in the third optic ganglion of the blowfly. J.Comp.Physiol. 135, 29-39

- (1980 b): Orientation sensitivity of the visual movement detection system activating the landing response of the blowflies Calliphora and Phaemicia: A behavioural investigation. Biol.Cybernetics 37, 235-247

- BISHOP, L.G. (1978): Anatomical and physiological properties of the vertical cells in the third optic ganglion of Phaenicia sericata (Diptera, Calliphoridae). J.Comp.Physiol, 126, 56-86

- HAMDORF, K. (1980): Excitatory and inhibitory response components in the landing response of the blowfly Calliphora erythrocephala. J.Comp.Physiol. 138,

FERMI, G., REICHARDT, W. (1963): Optomotorische Reaktionen der Fliege Musca domestica. Abhängigkeit der Reaktion von der Wellenlänge, der Geschwindigkeit, dem Kontrast und der mittleren Leuchtdichte bewegter periodischer Muster. Kybernetik 2, 15-28

GEIGER, G. (1974): Optomotor responses of the fly Musca domestica to transient stimuli of edges and stripes. Kybernetik 16, 37-43

- POGGIO, T. (1975): The orientation of flies towards visual patterns: On the search for the underlying functional interactions. Biol.Cybernetics 19, 39-54

- POGGIO, T. (1977): On head and body movements of flying flies. Biol.Cybernetics 25, 177-180

GESTRI, G., MASTEBROEK, H.A.K., ZAAGMANN, W.H. (1980): Stochastic constancy, variability, and adaptation of spike generation: Performance of a giant neuron in the visual system of the fly. Biol.Cybernetics 38, 31-40

GEWECKE, M. (1967): Die Wirkung von Luftströmung auf die Antennen und das Flugverhalten der blauen Schmeißfliege (Calliphora erythrocephala). Z.vergl.Physiol 54, 121-164

GÖTZ, K.G. (1964): Optomotorische Untersuchung des visuellen Systems einiger Augenmutanten der Fruchtfliege Drosophila. Kybernetik 2, 77-92

- (1968): Flight control in Drosophila by visual perception of motion. Kybernetik 4, 199-208

- (1975 a): Hirnforschung am Navigationssystem der Fliege. Naturwiss. 62, 468-475

- (1975 b): The optomotor equilibrium of the Drosophila navigation system. J.Comp.Physiol. 99, 187-210

- BUCHNER, E. (1978): Evidence for one-way movement detection in the visual system of Drosophila. Biol.Cybernetics 31, 243-248

- HENGSTENBERG, B., BIESINGER, R. (1979): Optomotor control of wing and body posture in Drosophila. Biol.Cybernetics 35, 101-112

- WENKING, H. (1973): Visual control of locomotion in the walking fruitfly Drosophila. J.Comp.Physiol. 85, 255-266

HAUSEN, K. (1976 a): Struktur , Funktion und Konnektivität bewegungsempfindlicher Interneurone im dritten optischen Neusopil der Schmeißfliege Calliphora erythrocephala. Dissertation, Fachbereich Biologie, Universität Tübingen.

- (1976 b): Functional characterization and anatomical identification of motion. Sensitive neurons in the lobula plate of the blowfly Calliphora ery. Z.Naturforsch. 31c, 629-633

- Signal processing in the insect eye.
in: Function and Formation of Neural Systems, ed. G.S. Stent, pp. 81-110. Berlin: Dahlem Konferenzen 1977

HEIDE, G. (1968): Flugsteuerung durch nicht-fibrilläre Flugmuskeln bei der Schmeißfliege Calliphora. Z.vergl.Physiol. 59, 456-460

- (1971 a): Die Funktion der nicht-fibrillären Flugmuskeln von Calliphora. Teil I: Lage, Insertionsstellen und Innervierungsmuster der Muskeln. Zool.Jb.Physiol. 76, 87-98

- (1971 b): Die Funktion der nicht-fibrillären Flugmuskeln von Calliphora. Teil II: Muskuläre Mechanismen der Flugsteuerung und ihre nervöse Kontrolle. Zool.Jb.Physiol. 76, 99-137

- (1974): The influence of wingbeat synchronous feedback on the motor output systems in flies. Z.Naturforsch. 29 c, 739-744

- (1975): Properties of a motor output system involved in the optomotor response in flies. Biol.Cybernetics 20, 99-112

- (1978): Proprioceptorische Beeinflussung der Impulsmusterbildung im neuromotorischen System fliegender Dipteren. Verh. Dtsch. Zool. Ges., Konstanz, 256

- (1979): Proprioceptive feedback dominates the central oscillator in the patterning of the flight motoneuron output in Tipula (Diptera). J.Comp.Physiol. 134, 177-189

- GÖTZ, K.G., in Vorbereitung

- WIENRICH , M., in Vorbereitung

HEIMBURGER, L., POGGIO, T., REICHARDT, W. (1976): A special class of nonlinear interactions in the visual system of the fly. Biol. Cybernetics 21, 103-105

HEISENBERG, M., BUCHNER, E. (1977): The role of retinula cell types in visual behavior of Drosophila melanogaster. J.Comp.Physiol. 117, 127-162

- WOLF, R. (1979): On the fine structure of yaw torque in visual flight orientation of Drosophila melanogaster. J.Comp.Physiol. 130, 113-130

- WONNEBERGER, R., WOLF, R. (1978): Optomotor-blind - a Drosophila mutant of the lobula plate giant neurones. J.Comp.Physiol. 124, 287-296

HENGSTENBERG, R. (1973): The effect of pattern movement on the impulse activity of the cervical connective of Drosophila melanogaster. Z.Naturforsch. 28 c, 593-596

- (1977): Spike responses of 'non-spiking' visual interneurones. Nature 270, 338-340

HIRTH, C., in Vorbereitung

- HEIDE, G. (1980): Der Einfluß mechanorezeptorischer Afferenzen auf das Aktivitätsmuster nicht-fibrillärer Flugsteuermuskeln von Calliphora. Verh.Dtsch.Zool.Ges. Berlin, 340

KALMUS, H. (1949): Optomotor responses in Drosophila and Musca. Physiol.comp.et oecol. (Den Haag) 1, 127-147

KENNEDY, J.S. (1939): The visual responses of flying mosquitoes. Proc.zool.Soc.Lond.A 109, 221-242

KIRSCHFELD, K, LUTZ, B. (1974): Lateral inhibition in the compound eye of the fly, Musca (Dipt., Muscidae). Z.Naturforsch., 29 c, 95-97

- REICHARDT, W. (1970): Optomotorische Versuche an Musca mit linear polarisiertem Licht. Z.Naturforsch. 25 b, 228

LAND. M.F. (1973): Head movement of flies during visually guided flight. Nature 243, 299-300

- (1975): Head movements and fly vision
in: The Compound Eye and Vision of Insects, ed. Horridge, G.A., Oxford, Haredon Press

- COLLETT, T.S. (1974): Chasing behaviour of houseflies (Fannia canicularis). A description and analysis. J.Comp.Physiol. 89, 331-357

LIENERT, G.A. (1973): Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Meisenheim: Hain

LISKE, E. (1977): The influence of head position on the flight behaviour of the fly Calliphora erythrocephala. J.Insect. Physiol. 23, 375-379

- (1978): Der Einfluß gerichteter Kopfbewegungen auf das Flugsterungssystem der Schmeißfliege Calliphora erythrocephala - Steuerung des Fluges durch die Augen und durch mechanorezeptorische Sinnesorgane. Dissertation Darmstadt

McCANN, G.D. (1973): The fundamental mechanism of motion detection in the insect visual system. Kybernetik 12, 64-73

- DILL, J.C. (1969): Fundamental properties of intensity, form, and motion perception in the visual nervous systems of Calliphora phaenicia and Musca domestica. J.gen.Physiol., 53, 385-413

- FOSTER, S.F. (1971): Binocular interactions of motion detection fibres in the optic lobes in flies. Kybernetik 8, 193-203

- MacGINITIE, G.F. (1965): Optomotor response studies of insect vision. Proc.Roy.Soc., London, B, 163, 369-401

MIMURA, K. (1972): Neural mechanisms subserving directional selectivity of movement in the optic lobe of the fly. J.Comp. Physiol. 86, 409-437

MITTELSTAEDT, H. (1951): Zur Analyse physiologischer Regelungssysteme. Verh.Dtsch.Zool.Ges. Wilhelmshaven, 15o-157

NACHTIGALL, W., WILSON, D.M. (1967): Neuro-muscular control of dipteran flight. J.Exp.Biol. 47, 77-97

PICK, B. (1974): Visual flicker induces orientation behaviour in the fly Musca. Z.Naturforsch. 29 c, 310-312

- (1976): Visual pattern discrimination as an element of the fly's orientation behaviour. Biol.Cybernetics 23, 171-180

- BUCHNER, E. (1979): Visual movement-detection under light- and dark adaptation in the fly Musca domestica. J.Comp.Physiol. 135, 45-54

POGGIO, T., REICHARDT, W. (1973 a): A theory of the pattern induced flight orientation of the fly Musca domestica. Kybernetik 12, 185-203

- REICHARDT, W. (1973 b): Consideration on models of movement detection. Kybernetik 13, 223-227

- REICHARDT, W. (1976): Visual control of orientation behaviour in the fly. II. Towards the underlying neural interactions. Quart.Rev.Biophys. 9, 3, 377-438

REICHARDT, W. (1957): Autokorrelations-Auswertung als Funktionsprinzip des Zentralnervensystems. Z.Naturforsch. 12 b, 448-457

- (1973): Musterinduzierte Flugorientierung. Verhaltens-Versuche an der Fliege Musca domestica. Naturwiss. 60, 122-138

- WENKING, H. (1969): Optical detection and fixation of objects by fixed flying flies. Naturwiss. 56, 424-425

- POGGIO, T. (1975): A theory of the pattern induced flight orientation of the fly Musca domestica II. Biol Cybernetics 18, 69-80

- POGGIO, T. (1976): Visual control of orientation behaviour in the fly I. A quantitative analysis. Quart.Rev.Biophys. 9, 3, 311-375

- POGGIO, T. (1979): Figure-ground discrimination by relative movement in the visual system of the fly. Part I: Experimental results. Biol.Cybernetics 35, 81-100

SANDEMAN, D.C. (1980): Angular acceleration, compensatory head movement and the halteres of flies (Lucilia serricata). J.Comp.Physiol. 136, 361-367

- MARKL, H. (1980): Head movements in flies (Calliphora) produced by deflexion of the halteres. J.exp.Biol. 85, 43-60

SCHNEIDER, G. (1953): Die Halteren der Schmeißfliege (Calliphora) als Sinnesorgane und als mechanische Flugstabilisatoren. Z.vergl. Physiol 35, 416-458

- Zur spektralen Empfindlichkeit der Komplexaugen von Calliphora. Z.vergl.Physiol. 39, 1-20

SPÜLER, M. (1975): Untersuchungen über die neuromotorischen Erregungsmuster in einem direkten Flugmuskel der Stubenfliege Musca bei optisch induzierten Wendereaktionen. Diplomarbeit, Math.-Nat. Fak. der Universität Düsseldorf

- HEIDE, G. (1978): Simultaneous recordings of torque, thrust, and muscle spikes from the fly Musca domestica during optomotor responses. Z.Naturforsch. 33 c, 455-457

- HEIDE, G. (1980): Optomotorische Reaktionen von Musca und Calliphora in komplexen visuellen Reizsituationen. Verh.Dtsch. Zool.Ges. Berlin, 368

SRINIVASAN, M.V. (1977): A visually-evoked roll response in the housefly. Open-loop and closed-loop studies. J.Comp.Physiol. 119, 1-14

- BERNARD, G.D. (1977): The pursuit response of the housefly and its interaction with the optomotor response. J.Comp.Physiol. 115, 101-117

TADDEI-FERRETTI, C., FERNANDEZ PEREZ de TALENS, A. (1973): Landing reaction of Musca domestica. IV: A. Monocular and binocular vision . B. Relationship between landing and optomotor reactions. Z.Naturforsch. 28 c, 579-592

TRACEY, D. (1975): Head movement mediated by halteres in the fly, Musca domestica. Experientia 31, 44-45

VIRSIK, R. (1974): Verhaltensstudie der visuellen Detektion und Fixierung bewegter Objekte durch die Fliege Musca domestica. Dissertation, Fachbereich Biologie der Eberhard-Karls-Universität, Tübingen

- REICHARDT, W. (1974): Tracking of moving objects by the fly Musca domestica. Naturwiss.61, 132-133

- REICHARDT, W. (1976): Detection and tracking of moving objects by the fly Musca domestica. Biol.Cybernetics 23, 83-98

VOGEL, S. (1966): Flight in Drosophila. I. Flight performance of tetheres flies. J.Exp.Biol. 44, 567-578

WEHRHAHN , C. (1976): Evidence for the role of retinal receptors R 7/8 in the orientation behaviour of the fly. Biol. Cybernetics 21, 213-220

- (1978 a): The angular orientation of the movement detektors acting on the lift response in flies. Biol.Cybernetics 31, 169-173

- (1978 b): Flight torque and lift responses of the housefly (Musca domestica) to a single stripe moving in different parts of the visual field. Biol.Cybernetics 29, 237-247

- (1979): Sex-specific differences in the chasing behaviour of houseflies (Musca). Biol.Cybernetics 32, 239-241

- HAUSEN, K. (1980): How is tracking and fixation accomplished in the nervous system of the fly? A behavioural analysis based on short time stimulation. Biol.Cybernetics 38, 179-186

- REICHARDT, W. (1975): Visually induced height orientation of the fly Musca domestica. Biol. Cybernetics 20, 37-50

WIENRICH, M. (1979): Untersuchung des neuromotorischen Erregungsmusters in direkten Flugmuskeln von Fliegen, die während des Fluges um ihre Hochachse gedreht werden. Diplomarbeit, Math.-Nat. Fak. der Universität Düsseldorf

WISSER, A.(1978): Funktionsmorphologische Untersuchungen über das Flügelgelenk und die Flugmuskulatur von Calliphora erythrocephala. Diplomarbeit, Math.-Nat. Fak. der Universität des Saarlandes, Saarbrücken.

ZAAGMAN, W.M., MASTEBROEK, H.A.K., BUYSE, T., KUIPER, J.W. (1977): Receptive field characteristics of a directionally selective movement detector in the visual system of the blowfly. J.Comp. Physiol. 116, 39-50

- MASTEBROEK, H.A.K., KUIPER, J.W. (1978): On the correlation model: Performance of a movement detecting neural element in the fly visual system. Biol.Cybernetics 31, 163-168

ZIMMERMANN, . (1975): Der Einfluß stehender und bewegter Musteranteile auf die optomotorische Reaktion der Fliege Drosophila. Dissertation, Fachbereich Biologie der Eberhard-Karls-Universität, Tübingen

Danksagung

Herrn Prof. Dr. G. Heide danke ich für die Anregung zu dieser Untersuchung, für zahlreiche gewinnbringende Diskussionen und wertvolle Hinweise. Bei Herrn Prof. Dr. G. Schneider möchte ich mich für die Unterstützung, die er mir zuteil werden ließ, bedanken wie auch für sein stetes Interesse am Fortgang der Arbeit. Herrn Prof. Dr. H. Klinger beriet mich dankenswerterweise in Fragen zur Statistik. Herrn Dr. E. von Berg, Frau Dipl. Biol. C. Hirth und Frau Dr. M. Niehaus danke ich für anregende Diskussionen und die kritische Durchsicht des Manuskripts. Für ihre Geduld beim Anfertigen der Abbildungen danke ich Frau H. Horn und Herrn H. Mikoleit.
Diese Untersuchung wurde zeitweise durch ein Promotionsstipendium der Studienstiftung des Deutschen Volkes gefördert.
Die Arbeit wurde teilweise mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt, die Herrn Prof. Dr. G. Heide zur Verfügung standen (He 1177/1). Einige Auswertungen wurden mit einem DFG-Gerät durchgeführt, das Herr Prof Dr. M. Gewecke leihweise zur Verfügung stellte.

Lebenslauf

Name:	Manfred Spüler
Geburtstag:	31.7.1949
Eltern:	Gerhard Spüler
	Hildegard Spüler, geb. Schulte-Hagen
Schulbildung:	1956 bis 1960: Volksschule
	1960 bis 1969: Neusprachliches
	Freiherr vom Stein - Gymnasium,
	Oberhausen - Sterkrade
Reifeprüfung:	11.6. 1969
Hochschulstudium:	Universität Düsseldorf
	WS 1969/70 bis WS 1977/78
Hochschulprüfungen:	Diplom - Hauptprüfung in Biologie: 10.12.1975
	Hauptfach: Zoologie
	Nebenfächer: Genetik, Physikalische Chemie
Wehrdienst:	1.7.1975 bis 30.9.1976
Eheschließung:	31.7.1975
	Gudrun Spüler, geb. Warda
Berufliche Tätigkeit:	seit 1.1.1978 Verwalter der Stelle eines
	Wissenschaftlichen Assistenten am Institut
	für Zoologie I, Universität Düsseldorf